Morphologie und Physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes

Mit 49 Abbildungen im Text, 5 Tabellen und 1 Tafel

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität

zu Tübingen

vorgelegt von

Elfriede Schöttle

aus Knittlingen, O.-A. Maulbronn

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1931

Morphologie und Physiologie der Atmung bei wasser-, schlamm- und landlebenden Gobiiformes

Mit 49 Abbildungen im Text, 5 Tabellen und 1 Tafel

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

einer Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Eberhard-Karls-Universität

zu Tübingen

vorgelegt von

Elfriede Schöttle

aus Knittlingen, O.-A. Maulbronn

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1931

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Von der Fakultät angenommen den 18. Dezember 1930
Dekan: Prof. Dr. J. W. Harms
Referent: Prof. Dr. J. W. Harms

Diese Arbeit erschien in der „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie“
Band 140, Seite 1—114. 1931.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Einleitung 2
II. Material und Methode 3
III. Morphologie und Histologie der Atmungsorgane 6
A. Die Kiemen 6
Anhang: Die Pseudobranchie 23
B. Die akzessorischen Atmungsorgane 24
1. Feinerer Bau der akzessorischen Atmungsorgane 25
a) *Gobius auratus* 25
b) *Gobius caninus, Gobius III, Gobius IV, Gobius V* 29
c) *Gobius II* 30
d) *Apocryptes lanceolatus* 30
e) *Amblyopus brachygaster* 31
f) *Trypauchen vagina* 32
g) *Boleophthalmus* 34
h) *Periophthalmus* 40
2. Morphologie der Mund- und Kiemenhöhle 51
3. Verschluß der Mund- und Kiemenhöhle 54
4. Auswertung der histologischen Befunde 59
IV. Die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane 60
1. *Gobius panizzae* 61
2. *Boleophthalmus boddaerti* 65
3. *Boleophthalmus viridis* 71
4. *Periophthalmus schlosseri schlosseri* und *Periophthalmus vulgaris* . 73
5. *Amblyopus brachygaster* 81
6. Herz und Bulbus arteriosus der *Gobiiformes* 82
V. Veränderungen der Atmungsorgane bei Jungfischen 86
1. *Boleophthalmus boddaerti* 86

Seite
2. *Periophthalmus vulgaris* 88
3. *Periophthalmus schlosseri schlosseri* 91
VI. Beitrag zur Physiologie der Atmung von *Periophthalmus* 92
Zusammenfassung 108
Literaturverzeichnis 110
Erklärung der Abbildungen 26—37 113
Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1 114

I. Einleitung.

Die Atmungsorgane der *Gobiiformes* sind von besonderem Interesse, weil einige Arten dieser Teleosteerfamilie zu vollkommenen Feuchtlufttieren geworden sind. Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben müssen sich nun vor allem die Respirationsorgane ändern, denn die Kiemen sind, so vollkommene Wasseratmungsorgane sie auch darstellen, in dieser Form für Luftatmung untauglich.

Die Frage, ob die luftatmenden *Gobiiformes* irgendwelche Anpassung ihrer Atmungsorgane an das veränderte Medium zeigen, ist schon mehrfach erörtert worden. Cuvier und Valenciennes (1837) bemerken für *Periophthalmus koelreuteri* nur, daß die engen Öffnungen der Kiemendeckel ein amphibisches Leben ermöglichen, und denken wohl daran, daß dadurch die Gefahr der Austrocknung der Kiemen herabgesetzt wird. Auch Haempel nimmt noch 1913 an, daß der Landaufenthalt den Periophthalmen so ermöglicht werde, »daß sie unter ihren festgeschlossenen Kiemendeckeln stets eine größere Menge Wasser mit sich führen und ihre Kiemen auf dem Trockenen ständig von Feuchtigkeit umspült sind«. — Durch Hickson (1889) wurde zuerst eine sehr merkwürdige Angabe in die Literatur gebracht, daß nämlich der von ihm auf Celebes beobachtete *Periophthalmus* stets seinen Schwanz im Wasser untergetaucht lasse, während der übrige Körper sich außerhalb befinde, und daß daher der Schwanz zur Atmung dienen müsse. Dies suchte Haddon (1889) durch Experimente zu bestätigen. Er stellte fest, daß ein Exemplar von *Periophthalmus*, dessen Schwanzflosse mit »Goldsize« überzogen war, nur 12—18 Stunden in einem Gefäß mit Seewasser am Leben blieb (er gibt selbst zu, daß es möglicherweise länger gelebt hätte, wenn das Wasser erneuert worden wäre). Dagegen lebten normale, unter ähnlichen Bedingungen gehaltene Tiere 1 oder 2 Tage »anscheinend bei vollkommener Gesundheit«. Ein ganz in Seewasser untergetauchtes Individuum war noch nach 42 Stunden vollkommen wohl, und ein anderes Exemplar lebte noch nach $1^1/_2$ Tagen in einem Gefäß, das nur soviel Wasser enthielt, daß die Schwanzflosse untergetaucht werden konnte.

Auf Grund dieser Versuche und der Feststellung, daß die Blutcirculation in der Schwanzflosse besonders kräftig sei, glaubte Haddon eine Schwanzrespiration für *Periophthalmus* bewiesen zu haben. Rauther (1910) konnte keine wesentliche Abweichung der Schwanzflosse vom normalen Verhalten feststellen und spricht diesen rohen Versuchen jede Beweiskraft ab; auch hebt er mit Recht hervor, daß es sehr unwahrscheinlich sei, »daß ein Tier, dem atmosphärische Luft zur Verfügung steht, seinen O_2-Bedarf eigens aus dem Wasser, das doch der Atmung ungünstigere Bedingungen bietet, zu decken trachten soll«.

Die erste Angabe über eine Hautatmung bei *Gobiiformes* findet sich bei Ritter (1893). Er untersuchte das Integument von *Typhlogobius californiensis* Steindachner, einer stets im Wasser lebenden Art, die nach Eigenmann (1909) in Krabbenhöhlen unter Felsen bei Point Loma vorkommt; sie soll nur selten ihre Verstecke verlassen und sich bisweilen in den Sand eingraben. Ritter (1893) fand bei dieser Form in der subepidermalen Bindegewebsschicht ein reiches Netzwerk von Blutgefäßen, denen er eine funktionelle Bedeutung bei der Hautatmung zuspricht. Eine ausgedehnte Hautrespiration zusammen mit Mund- und Kiemenhöhlenatmung stellte Rauther (1910) für *Periophthalmus koelreuteri* fest. Harms (1928) erweiterte diese Angaben besonders für *Periophthalmus argentilineatus* s. *vulgaris*. Er betont jedoch, daß die verschieden weit angepaßten *Periophthalmus*-Formenkreise unter sich und mit den Wasser- und Schlammformen verglichen werden müssen, und daß ferner die Metamorphosestadien zu berücksichtigen seien, um ein Bild davon zu bekommen, in welchem Verhältnis Umweltbedingungen und Organisation dieser Formen zueinander stehen.

Die vorliegende Arbeit soll unter diesen Gesichtspunkten die Morphologie und Physiologie der Atmung einiger *Gobiiformes* vergleichend behandeln.

II. Material und Methode.

Eine vergleichende Untersuchung über die Atmungsorgane der *Gobiiformes* mußte möglichst zahlreiche Wasser-, Schlamm- und Landformen aus den verschiedensten Umweltbedingungen berücksichtigen.

Aus der Adria wurden *Gobius auratus* Risso, *Gobius panizzae* Verga und *Gobius jozo* L. untersucht, die sämtlich in Krk (Dalmatien) gesammelt wurden. Während *Gobius panizzae* ausschließlich auf sandigem Untergrund vorkommt, lebt *Gobius jozo* mehr zwischen Steinen, unter die er sich oft verkriecht, und auf bewachsenem Grund. *Gobius auratus* wurde sowohl auf sandigem als auch auf steinigem Untergrund beobachtet. Diese drei Arten kommen nur in reinem, sauerstoffreichem Wasser vor.

Ein sehr reichhaltiges tropisches Material wurde mir von meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Harms, zur Verfügung gestellt, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen möchte. Es wurde auf Java, Sumatra, auf den Molukken, den Aroeinseln und bei Hongkong gesammelt und bestand aus folgenden Arten[1]:

Gobius ornatus Rupp, eine Art, die in vollkommen klarem Wasser auf sandigem Grund bei Poeloe Barhalla (einer Belawan nordöstlich vorgelagerten Insel) und zwischen Korallen bei Ternate (Molukken) gefangen wurde.

Gobius xanthozoma Bl., eine Süßwasserart aus einem schlammigen Bachbett bei Poeloe Doerian (Sumatra), das bei Ebbe in einzelne Pfützen zerfällt.

Gobius IX[2], der in stark salzigen, bei Ebbe zurückbleibenden Pfützen am schlammigen Strand in der Nähe von Belawan (Sumatra) gefangen wurde.

Gobius II und *V* aus der Buschmangrove (Zone II, siehe Harms 1928) bei Batavia; diese beiden Arten halten sich bei Ebbe in den Resttümpeln auf und können nach Harms nicht lange ohne Wasser existieren.

Gobius III und *IV*, zwei kleine Arten, die am Grund eines Baches bei Tjilatjap (Südküste Javas) vorkommen.

Gobius caninus Cuv. und Val. von der Mangroveküste bei Batavia (auf Schlammgrund).

Apocryptes lanceolatus Bloch und Schn. vom gleichen Fundort, besonders in Zone III (siehe Harms 1928), auf schlammigem Untergrund und nie außerhalb des Wassers.

Amblyopus brachygaster Gthr. und *Trypauchen vagina* Bloch und Schn., zwei langgestreckte, rötlich gefärbte Arten mit rudimentären Augen, die in dem bei Ebbe trocken fallenden Schlamm der Zone II und III bei Perbaeoengan (Sumatra) bis $^1/_2$ m unter der Oberfläche gefangen wurden. Der Schlamm ist in den tieferen Schichten sauerstofffrei, weiter oben sehr sauerstoffarm (nach Untersuchungen von Herrn Dr. Dragendorff).

Boleophthalmus viridis Ham. und Buch., charakteristisch für die Zone III bei Batavia (siehe Harms 1928), die nur bei Ebbe etwa 3 Stunden täglich nicht überspült ist und dann »ein eigenartiges Schlammeer

[1] Die Angaben über Vorkommen und Lebensweise dieser Arten sind teils der Arbeit von Harms (1928), teils den Protokollen der Sundaexpedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft 1929/1930 entnommen.

[2] Die mit Nummern versehenen *Gobius*-Arten harren noch der Bestimmung.

bildet, in dem die fein aufgelösten Schlammteilchen das Wasser festhalten und eine dicke Suspension bilden« (HARMS 1928, S. 244). *Boleophthalmus viridis* wühlt sich, wenn er verfolgt wird, tief in den Schlamm ein.

Boleophthalmus boddaerti PALL. von der Küste vor Batavia, besonders auf den bei Ebbe trocken fallenden Schlammflächen der Zone II (siehe HARMS 1928). Diese Zone ist »bei jeder gewöhnlichen Flut überspült, also innerhalb von 24 Stunden etwa 3 Stunden« (HARMS 1928, S. 238). Auch diese Art wühlt sich, wenn sie verfolgt wird, in den Schlamm ein. — Außerdem wurden einige Rassen von *B. boddaerti*, die eine ähnliche Lebensweise haben, untersucht, so eine Rasse von Tjilatjap, aus der Buschmangrove bei Belawan und eine eigentümlich gestreifte aus der innersten Mangrovezone bei Belawan (Nipazone).

Periophthalmus koelreuteri fuscatus[1] BLYTH, vom Sandstrand bei Padang (Südwestküste von Sumatra), lebt ähnlich wie *P. chrysospilos*.

Periophthalmus argentilineatus CUV. und VAL. von dem schlammigen Strand der Insel Siberoet (südwestlich von Sumatra).

Periophthalmus dipus BLK. aus einem Süßwassersumpf bei Laboean (Westküste von Java), lebt zusammen mit Fröschen.

Periophthalmus vulgaris, eine Art, die von EGGERT (1928) zunächst als *P. argentilineatus* aufgefaßt wurde, sich aber als ein neuer Artenkreis erwiesen hat. *P. vulgaris* ist nach den Beobachtungen von HARMS (1928) die in ihrer Lebensweise am weitesten landangepaßte Form der Periophthalmen; sie lebt hauptsächlich in der Buschmangrove (Zone II) und auch mit Vorliebe am Rand von Bächen und Kanälen. Folgende Rassen wurden berücksichtigt:

1. *P. vulg.* Stammform, die zusammen mit *P. chrysospilos* bei Batavia auf Mangrovestrand lebt.
2. *P. vulg.* Var. D. (Bantam, Sandstrand).
3. *P. vulg.* Var. E (Tjilatjap).
4. *P. vulg.* Var. G (Kindersee).
5. Eine Rasse von Tjerita (Westküste von Java).

Ferner vier verschiedene Rassen aus der Nähe von Belawan und mehrere von Dobo (Aroeinseln).

Periophthalmus cantonensis cantonensis OSBECK aus der Aberdeen Bai bei Hongkong, lebt auf grobsandigem Boden in der dortigen Krüppelmangrove.

[1] Die Nomenklatur der Periophthalmen ist noch unveröffentlichten Untersuchungen von Herrn Dr. EGGERT entnommen.

Periophthalmus chrysospilos Blk., die für die Zone II (Harms 1928) des Mangrovestrandes bei Batavia charakteristische Art, ferner eine bei Belawan in der Spritzzone auf Sandstrand lebende Form.

Periophthalmus schlosseri schlosseri Pall. von der Grenze der Zone I und II (Harms 1928) bei Batavia und bei Belawan, ferner vom Rand des Baches Poeloe Doerian bei Belawan.

Periophthalmus schlosseri argentiventralis, eine Rasse von der Insel Edam (steiniger Mangrovestrand).

Zur Lebendbeobachtung und zu physiologischen Versuchen standen mir zwei Exemplare von *Periophthalmus dipus*, zwei von *P. vulgaris* und ein *P. schlosseri schlosseri* zur Verfügung.

Für morphologisch-histologische Zwecke benutzte ich in Susa fixiertes Material, für Totalpräparate wurden daneben auch Formoltiere verwendet. Es wurden Quer- und Längsschnittserien von 5—20 μ Dicke durch die Köpfe angefertigt. Zum Entkalken benutzte ich bei großen Objekten 5%ige Salpetersäure, bei kleineren Trichloressigsäure. Um ein vollständiges Eindringen von Paraffin beim Einbetten zu erreichen, wurden größere Köpfe etwa 10 Minuten im Vakuum entluftet. Ferner wurden einzelne Organe, wie Herz, Kiemen, Haut, Epithel der Mund-, Kiemen- und Nasenhöhle, herauspräpariert und gesondert geschnitten. Als besonders geeignet erwies sich die Azanfärbung nach Heidenhain, die für die Darstellung von Bindegewebe und Basalmembranen unerläßlich ist. Außerdem wurden Eisenhämatoxylin, Hämatoxylin nach Delafield oder Ehrlich und Hämalaun und als Gegenfärbungen Säurefuchsin, Eosin und van Gieson verwendet. Zum Nachweis von Schleim diente Mucikarmin nach P. Mayer.

III. Morphologie und Histologie der Atmungsorgane.

A. Die Kiemen.

Der Kiemenapparat der *Gobiiformes* fügt sich dem Grundbauplan der Teleosteerkiemen ein. Bei allen untersuchten Arten sind vier Kiemenbögen vorhanden, die an ihrem konkaven Rand das Kiemenfilter und an der konvexen Seite in zwei Reihen die Kiemenblätter tragen.

Die einfachste und ursprünglichste Form des Kiemenfilters der Teleosteer stellt der biserial-symmetrische Typ (Zander 1906) dar. Diesem gehört nach Zander auch das Filter von *Gobius niger* an. Für die von mir untersuchten *Gobius*-Arten gelten dieselben Verhältnisse. Die Filterfortsätze sind in zwei Reihen angeordnet und bestehen aus einfachen, rundlichen bis länglichen Höckern von plumper Gestalt. Bei größeren Arten, wie *G. auratus* und *G. caninus*, tragen die Reusen ein oder mehrere Zähnchen. Das die Filterfortsätze bedeckende Epithel ist hoch und enthält zahlreiche Sinnesknospen. Zur Festigung der Höcker ist eine knorpelige Stützmasse ausgebildet, die viele Binde-

gewebsfasern enthält und in keinem festen Zusammenhang mit dem Kiemenbogenknochen steht.

Bei *Boleophthalmus* sind die Reusen als dreieckige Blättchen ausgebildet, die sich dicht aneinander legen und auf dem ersten und zweiten Bogen sowie auf der vordersten Kante des dritten Bogens verdickt und weniger zahlreich sind.

Das Filter der Periophthalmen stimmt in seiner Ausbildung mit dem von *Gobius* überein und ist sehr gleichförmig entwickelt. Zähnchen fehlen stets.

Der Abschluß der Kiemen von der Mundhöhle durch die ineinandergreifenden Reusen ist bei *Periophthalmus* dem morphologischen Befunde nach ebenso wirksam wie bei *Gobius*; bei *Boleophthalmus* dagegen dürfte der Verschluß wenigstens zwischen dem dritten und vierten Kiemenbogen durch die zahlreichen, eng stehenden Reusenblättchen vollständiger sein. Es ist fraglich, ob dies damit in Zusammenhang gebracht werden kann, daß die Boleophthalmen sich bei Verfolgung in den Schlamm einwühlen, wodurch die Gefahr einer Verunreinigung der Kiemen größer wird, zumal bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina*, zwei typischen Schlammformen, die Reusen ähnlich wie bei *Gobius* als stumpfe, rundliche Höcker ausgebildet sind. Einen ähnlichen Fall stellte Werner (1906) fest: Bei dem Schlammfisch *Clarias* ist ein wohlentwickelter Reusenapparat vorhanden, während ein solcher bei *Xenomystis*, ebenfalls einer Schlammform, fehlt. Es ist deshalb ohne weitere Untersuchungen nicht zulässig, eine Komplizierung des Kiemenfilters in diesen Fällen als Folge eines Lebens im Schlamm anzusehen. — Daß die Reusen bei Fischen, die über Land wandern, zum Festhalten von Wasser dienen (siehe Babák 1921), scheint, wenigstens für *Periophthalmus*, unwahrscheinlich oder doch nur von untergeordneter Bedeutung zu sein.

Der Stütz- und Bewegungsapparat der Kiemenblätter wurde bei *Gobius auratus* (Abb. 1) und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* (Abb. 2) näher untersucht und weist bei diesen Arten keine prinzipiellen Unterschiede auf. Die säbelförmige Kiemengräte (Abb. 1 und 2, *K. Gr.*) durchzieht das Kiemenblatt an seiner Innenseite der Länge nach; am distalen Ende des Blattes ist sie zugespitzt, an ihrer Basis dagegen nach außen in ein hakenförmiges Endstück umgebogen, dem seitlich, nur durch Bindegewebe verbunden, zwei knorpelige Gelenkohren (Abb. 1, *G.O.*) aufsitzen. Diese sind nach außen gerichtet und bilden zwischen sich eine Rinne, in der die Vene des Kiemenblattes verläuft. Die Kiemengräte besteht aus einem zentralen Strang von in einer

Reihe hintereinander liegenden Knorpelzellen, die senkrecht zur Längsrichtung der Gräte gestreckt sind, und einer knöchernen Scheide, die nach der Spitze des Blattes zu auskeilt, so daß hier nur der Knorpelstab vorhanden ist. Die Gelenkköpfe der Kiemengräten einer Blättchen-

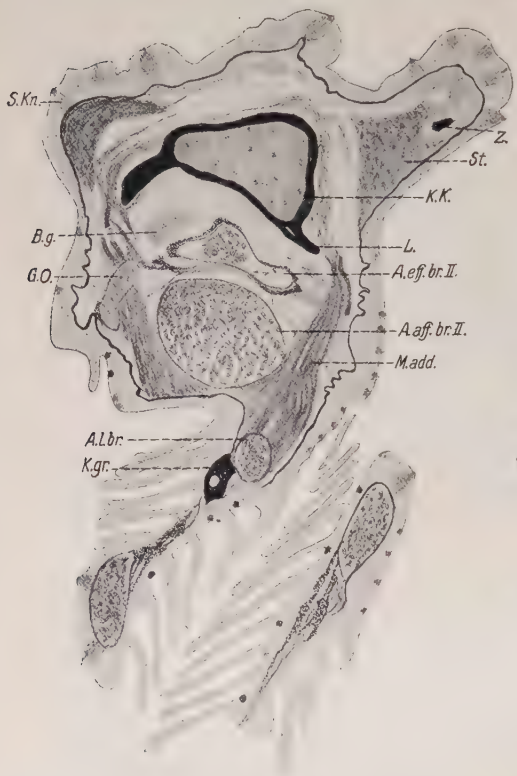


Abb. 1.

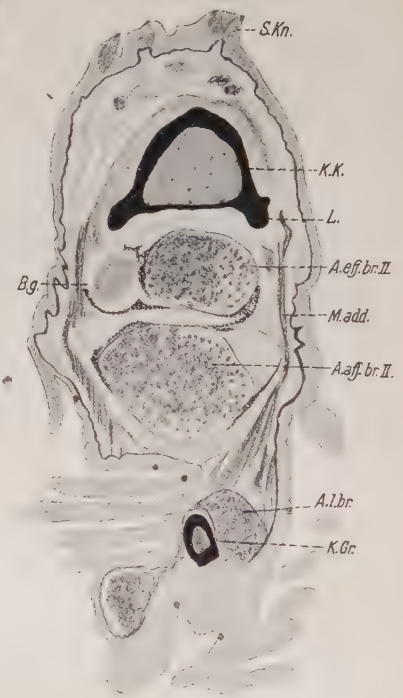


Abb. 2.

Abb. 1. Querschnitt durch den 2. linken Kiemenbogen eines 4,9 cm langen *Gobius auratus*. Susa, Azan; LEITZ Obj. 1, Oc. 4, Tblg. 152, auf 3/4 verkleinert. *A.aff.br.II* Arteria afferens branchialis II, *A.eff.br.II* Arteria efferens branchialis II, *A.l.br.* Arteria laminae branchialis. *B.g.* Bindegewebszüge, *G.O.* Gelenkohr, *K.gr.* u. *K.Gr.* Kiemengräte, *K.K.* Kiemenbogenknochen, *L.* dessen Leiste, *M.add.* Musculus adductor, *S.kn.* Sinnesknospe, *St.* knorpelige Stützmasse des Filterfortsatzes. *Z.* Zähnchen.

Abb. 2. Querschnitt durch den 2. linken Kiemenbogen eines 5,4 m langen *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*. Färbung, Vergrößerung und Bezeichnung wie Abb. 1.

reihe werden durch straffe Bindegewebszüge zusammengehalten (Abb. 1 und 2, *B.g.*), die in der Längsrichtung des Kiemenbogens verlaufen. Kiemengräte und Gelenkkopf sind durch lockeres Bindegewebe an den knöchernen Kiemenbogen (Abb. 1 und 2, *K.K.*) angeheftet. Die Kiemengräte wird von Bindegewebe umhüllt, das sich am inneren Rande des

Kiemenblattes der Arteria laminae branchialis (Abb. 1 und 2, *A.l.br.*) dicht anlegt und sich direkt in deren Wand fortsetzt.

Die Bewegung der Kiemenblätter erfolgt bei *Gobius auratus* und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* nach dem von Riess (1881) für den Hecht und den Barsch beschriebenen ersten Typ.

Bei diesen Arten geht nach Riess (1881) die Drehungsachse der Kiemenblätter durch die Mitte der Gelenkohren und durch die Haken an der Basis der Kiemengräte. Der Musculus adductor nähert bei seiner Kontraktion die Kiemenblätter der gegenüberliegenden Reihen einander; er ist einerseits an der unteren Kante der Gelenkohren zweier benachbarter, einer Reihe angehörender Blätter befestigt, zieht schräg nach unten zu dem alternierenden Kiemenblättchen der gegenüberliegenden Reihe und findet seinen zweiten Ansatzpunkt in dem die Arterie und die Gräte umhüllenden Bindegewebe. Die Musculi adductores überkreuzen sich also. Die Musculi abductores entfernen die Kiemenblätter beider Reihen voneinander; sie sitzen einerseits am oberen äußeren Rand der Gelenkohren der Kiemengräten, andererseits am Kiemenbogenknochen an und sind nur an der äußeren Kiemenblattreihe eines Bogens vorhanden. Außerdem werden sie durch ein elastisches Band unterstützt, welches die beiden gegenüberliegenden Blattreihen verbindet.

Bei *Gobius auratus* (Abb. 1) und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* (Abb. 2) sind die Verhältnisse dadurch etwas abgeändert, daß der Musculus adductor (Abb. 1 und 2, *M. add.*) sich in seinem Hauptanteil an den knöchernen Kiemenbogen (*K.K.*) ansetzt, und zwar an den äußeren Rand einer Längsleiste (*L.*), in die sich der Kiemenbogenknochen seitlich auszieht. Ein kleinerer Teil des Musculus adductor ist am äußeren Rand der Gelenkohren befestigt; beide Teile vereinigen sich dann, ziehen schräg nach unten und finden ihren distalen Ansatzpunkt im Bindegewebe, das die Arteria laminae branchialis (*A.l.br.*) und die Kiemengräte (*K.Gr.*) umhüllt. Die Musculi adductores überkreuzen sich so, wie es von Riess (1881) angegeben wurde. Sehr schwach sind die Musculi abductores ausgebildet; sie ziehen vom äußeren Rand der Gelenkohren zur Leiste des Kiemenbogenknochens. Ein die gegenüberliegenden Blattreihen verbindendes elastisches Band fehlt.

Vergleicht man die Musculi adductores (*M.add.*) zweier Individuen von *Gobius auratus* und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*, die in ihrer Körperlänge nicht sehr differieren (Abb. 1 und 2), so fällt die viel schwächere Ausbildung der Muskeln bei *Periophthalmus* auf. Sie bestehen hier nur aus wenigen, schmalen Faserzügen, während sie bei *Gobius* eine viel massigere und breitere Form besitzen. *P. chrysospilos*, *P. vulgaris* und *P. schlosseri* ergeben dasselbe Bild wie *P. koelreuteri fuscatus*; *Boleophthalmus boddaerti* dagegen schließt sich in der kräftigen Ausbildung seiner Musculi adductores an *G. auratus* an.

Die fächelnden Bewegungen der Kiemenblätter gegeneinander, die durch das Zusammenwirken der Musculi adductores und abductores zustande kommen, sollen eine ständige Erneuerung des Atemwassers zwischen den Kiemen bewirken. Bei landlebenden Arten dürften diese Bewegungen stark herabgesetzt sein und nur bei vorübergehendem Aufenthalt im Wasser auftreten. Es wäre denkbar, daß die schwächere Ausbildung der Muskeln mit dieser Verminderung der funktionellen Inanspruchnahme in Zusammenhang stehen könnte.

Abb. 3. Querschnitt durch ein Kiemenblatt von *Periophthalmus schlosseri argentiventralis*. Susa, Azan; LEITZ Obj. 7, Oc. 2, Tblg. 152, auf 4/5 verkleinert. *A.l.br.* Arteria laminae branchialis, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *K.st.* Knorpelstab, *L.ep.* Lamellenepithel, *N.G.* Nutritive Gefäße, *Pil.z.* Pilasterzelle, *St.ep.* Stammepithel, *V.l.br.* Vena laminae branchialis.

Die Gefäße der Kiemenbogen und Kiemenblätter zeigen einen für Teleosteer typischen Verlauf (Abb. 1 und 2). Am konvexen Rand des Kiemenbogens befindet sich die Arteria afferens branchialis (Abb. 1 und 2, *A.aff.br.II.*), oberhalb von ihr die Arteria efferens branchialis (Abb. 1 und 2, *A.eff.br.II.*). Erstere gibt an jedes Kiemenblatt eine Arteria laminae branchialis (*A.l.br.*) ab, die an der inneren Seite des Kiemenblattes bis zu dessen Spitze zieht; an der Basis jeder Kiemenlamelle (Abb. 3) tritt senkrecht zur Kiemenblattarterie (Abb. 3, *A.l.br.*) ein Gefäß aus, das sich innerhalb der Lamelle in zahlreiche, nahezu kon-

zentrisch verlaufende Blutbahnen aufspaltet. Diese ziehen auf dem Flachschnitt einer Kiemenlamelle (Abb. 3) parallel zu deren äußerem Rand und sind voneinander durch je eine Reihe von dicht aneinander liegenden, schmalen Zellen mit länglichem Kern getrennt, den Palisaden- oder Pilasterzellen (Abb. 3—7 und Taf. 1, Abb. 1, *Pil.z.*). Diese sieht Bietrix (1895) als modifizierte Endothelzellen an, welche sich voneinander entfernten und den Charakter eines reticulären Bindegewebes annahmen. Faussek (1902) dagegen hält die Pilasterzellen für umgewandelte Bindegewebszellen. Es besteht allerdings kein großer prinzipieller Unterschied zwischen Bietrix' und Fausseks Ansicht, da ja die Endothelwände ihrer Entstehung nach auch Zellen des Mesenchyms sind, wie schon Faussek betont. Nach Vialli (1929) entspricht die Pilasterzelle einer Reticulum- oder Adventitiazelle. Die Bluträume der Kiemenlamelle, von denen meistens der äußerste besonders kräftig ausgebildet ist, sammeln sich in einem kurzen Stamm, der in die Vena laminae branchialis (Abb. 3, *V.l.br.*) mündet. Diese verläuft am äußeren Rand jedes Kiemenblattes; sie ist von einer etwas schwächeren Adventitia als die Arterie umgeben und mündet in die A. efferens branchialis.

Das Epithel, das die nicht respiratorischen Teile des Kiemenblattes bedeckt und das im Gegensatz zu dem der Lamellen Stammepithel (Abb. 3, *St.ep.*) genannt werden soll, ist bei den von mir untersuchten *Gobiiformes* ziemlich gleichförmig ausgebildet: es besteht aus zwei bis vier Schichten von unregelmäßig polygonalen Zellen, zwischen denen Intercellularräume vorhanden sind, aber nicht in dem Ausmaß, wie es Faussek (1902) für den Barsch abbildet. Diese Intercellularräume beschreibt auch Rauther (1925) für die Syngnathiden, und sie scheinen demnach allgemeiner verbreitet zu sein. Eine Abplattung der Zellen nach außen, die Riess (1881) beim Hecht beobachtete und als beginnende Verhornung deutete, konnte bei den *Gobiiformes* nicht nachgewiesen werden. In der obersten Schicht des Stammepithels liegen zahlreiche Drüsenzellen, welche die anderen Zellen an Größe übertreffen und sich meist durch das ganze Epithel bis zur Basalmembran ausdehnen. Neben Schleimzellen (Abb. 4 und 6, *Sch.dr.*) kommen zweierlei seröse Drüsenzellen vor: 1. große, die mit breiter Basis der Basalmembran aufsitzen und sich nach außen zu verjüngen. Typisch für sie ist eine halbkreisförmige bis langovale Einsenkung an ihrer distalen Fläche (Abb. 3—7 und Taf. 1, Abb. 1, *e.E.dr.*). Ihr Kern ist rund und liegt im unteren Teil der Zelle. Das Plasma enthält zahlreiche feinkörnige Granulationen, die sich gegen die Außenfläche der Zelle anhäufen und am dichtesten in der Umgebung der Einsenkung liegen.

Die Granula färben sich mit sauren Farbstoffen; mit Eisenhämatoxylin tingieren sie sich grau bis schwarz, mit Azan rötlich-violett. Diese serösen Drüsenzellen dürften zu vergleichen sein mit den in der Epidermis von Teleosteern schon mehrfach beschriebenen feinkörnigen Eiweißzellen. 2. kleinere, ovale Körnerdrüsen (Abb. 5 und 6, *K.dr.*). Sie ähneln in ihrer äußeren Form den Becherzellen, haben aber einen wohlerhaltenen, ovalen Kern im basalen Teil der Zelle. Ihr Plasma ist

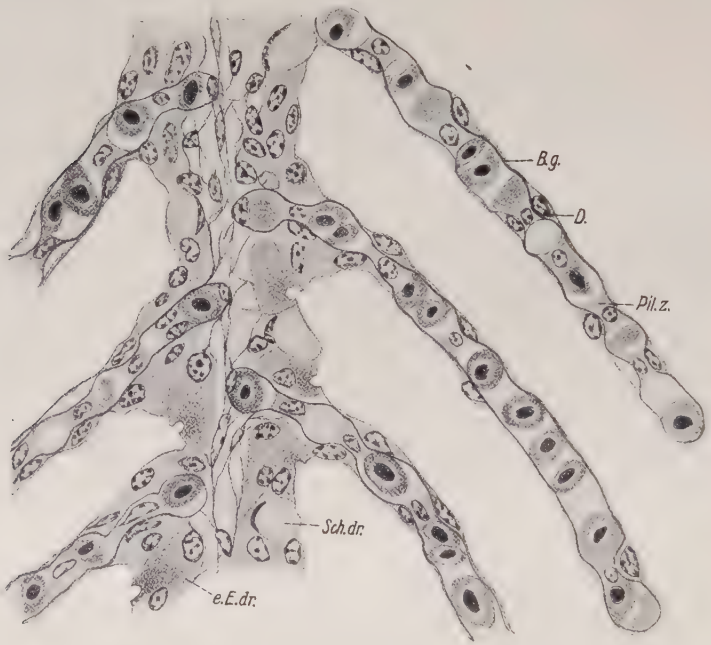


Abb. 4. Teil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt von *Gobius II.* Susa, Eisenhämatoxylin; Leitz Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 3/4 verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, eingezeichnet nach einem mit Azan gefärbten Schnitt. *D.* Deckzelle, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *Pil.z.* Pilasterzelle, *Sch.dr.* Schleimdrüse.

dicht mit groben, stark eosinophilen Secretklumpen erfüllt, die mit Eisenhämatoxylin eine schwarze und mit Azan eine tief purpurrote Färbung annehmen. Ähnliche Körnerdrüsen sind in der Epidermis der Fische weit verbreitet und finden sich auch bei den *Gobiiformes* in der Epidermis und im Epithel der Mund-, Kiemen- und Nasenhöhle, ebenso wie die oben erwähnten eingesenkten Eiweißdrüsen.

Die Schleimzellen und die beiden verschiedenartigen acidophilen Drüsenzellen sind nicht bei allen Arten nebeneinander im Epithel des Kiemenblattstammes vorhanden; ihre Verteilung ist aber typisch für

jede Art und wesentlich besonders auch im Vergleich mit den Drüsenzellen auf den Lamellen einiger Formen.

Das Epithel, das die respiratorischen Lamellen bekleidet, ist von Riess (1881), Biétrix (1895), Plehn (1901), Faussek (1902), Oppel (1905) und Rauther (1925) für verschiedene Teleosteer untersucht worden. Granel (1927) kommt in seiner zusammenfassenden Arbeit über die Pseudobranchie auch auf das Epithel der wahren Kiemen kurz zu sprechen. Riess, Biétrix und Faussek beobachten übereinstimmend ein einschichtiges Epithel aus sehr flachen Zellen. Zwischen diesen und den Pilasterzellen sieht Biétrix eine »membrane vitrée«, die keine Zellkerne enthält und die er als ectoplasmatische Ausscheidung der Palisadenzellen auffaßt. Faussek kann diese Membran nicht nachweisen. Plehn dagegen beschreibt außerhalb der Palisadenzellen zwei Reihen von flachen Zellen; die Lamellen enthalten nach Plehn keine Spur von Bindegewebe. Oppel unterscheidet bei *Scorpaena* ebenfalls zwei Schichten von kernhaltigen Zellen. Er deutet aber die den Pilasterzellen aufliegende, sehr flache Schicht (Membrana subepithelialis) als bindegewebig. Dies konnte Granel bei *Cyprinus* beweisen, indem er zeigte, daß die betreffenden Zellen ebenso wie die Pilasterzellen ursprünglich einheitlich aus dem Mesenchym entstehen. Die subepitheliale Membran kann nach Oppel ganz dünn oder überhaupt nicht nachweisbar sein. Granel stellt für den Aufbau der Kiemen- und Pseudobranchienlamellen einen gemeinsamen Bauplan auf. Von innen nach außen umfassen diese Lamellen folgende Zellschichten: Die Pilasterzellen, die sogenannte tangentiale Schicht, die subepitheliale Schicht und das Oberflächenepithel. Die ersten drei Schichten sind mesenchymalen Ursprungs. Der tangentialen Schicht gehören in der Pseudobranchie die acidophilen Drüsenzellen an; dagegen ist diese Schicht in den wahren Kiemen im allgemeinen nicht ausgebildet, nur in gewissen Fällen, z. B. bei den Lophobranchiern, deren Kiemenlamellen acidophile Drüsenzellen besitzen, welche Granel mit denen der Pseudobranchien homologisiert. Die subepitheliale Schicht, die der »Basalmembran« Plehns und der »subepithelialen Membran« Oppels entspricht, ist nach Granel in der Mehrzahl der Kiemen- und Pseudobranchienlamellen vorhanden, bleibt aber in den wahren Kiemen sehr klein. Er bildet sie bei *Hippocampus* jedoch nicht ab.

Bei den *Gobiiformes* sind die Lamellen der wahren Kiemen (Abb. 4 bis 7 und Taf. 1, Abb. 1) von innen nach außen aus folgenden Schichten zusammengesetzt: 1. die Pilasterzellen (Abb. 4—7 und Taf. 1, Abb. 1, *Pil.z.*), 2. eine feine Bindegewebsmembran (Abb. 4—7 und Taf. 5, Abb. 1, *B.g.*), die auf einem Lamellenquerschnitt als dünne Faser erscheint und nur durch Azanfärbung einwandfrei nachweisbar ist. Diesen Fasern sind keinerlei Kerne angelagert. 3. das Oberflächenepithel.

Alle von mir untersuchten Arten der Gattung *Gobius* (vgl. Abb. 4), ferner *Boleophthalmus boddaerti*, *B. viridis* und *Apocryptes lanceolatus* haben ein sehr flaches Oberflächenepithel aus spindelförmigen Zellen (Abb. 4, *D.*), die an der Stelle, wo der ovale Kern liegt, etwas verbreitert sind. Das in den Räumen zwischen den Pilasterzellen circulierende

Blut ist vom Außenmedium nur getrennt durch die schmalen Ausläufer der Palisadenzellen (Abb. 4, *Pil.z*), die Bindegewebsmembran (*B.g.*) und die sehr dünne Deckschicht (*D.*), so daß ein wirksamer Gasaustausch durch diese zarte, bei manchen Färbungen vollkommen einheitlich erscheinende Wand gewährleistet ist. Drüsenzellen sind im Lamellenepithel nicht vorhanden, wohl aber im Epithel des Stammes der Kiemenblätter; hier kommen bei den erwähnten Arten stets Schleimzellen (Abb. 4, *Sch.dr.*) und eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*) vor; bei *G. auratus* sowie bei *B. boddaerti* außerdem Körnerdrüsen.

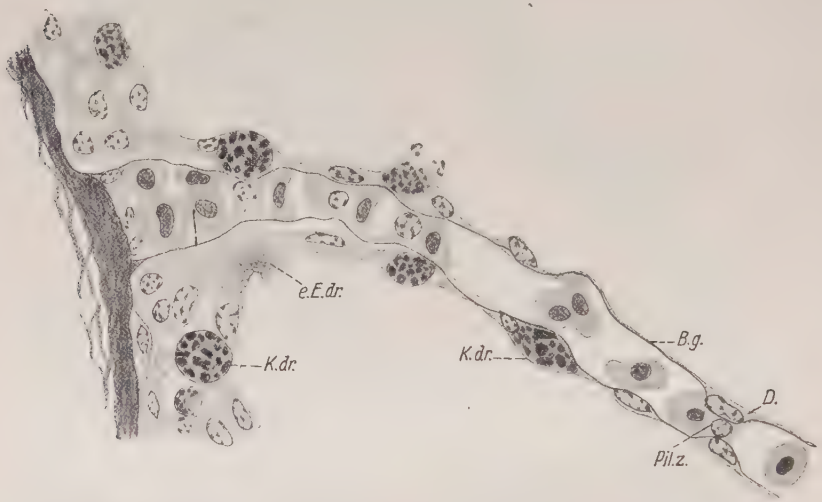


Abb. 5. Teil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt von *Trypauchen vagina*. Susa, Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eosin; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 3/4 verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, *D.* Deckzelle, *e.E dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *K.dr.* Körnerdrüse, *Pil.z.* Pilasterzelle.

Im Vergleich zu dem Lamellenepithel der Kiemen von *Gobius* ist dasjenige von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* komplizierter gebaut; es sind nämlich zwischen den flachen Deckzellen auch Drüsenzellen vorhanden. Bei *Tr. vagina* (Abb. 5), dessen Stammepithel reich an eingesenkten Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*) und Körnerzellen (*K.dr.*) ist, tragen die Lamellen neben Deckzellen (*D.*) nur Körnerdrüsen (*K.dr.*); bei *A. brachygaster* dagegen fehlen die Körnerzellen auf den Lamellen und im Epithel des Kiemenblattstammes. An ihrer Stelle sind Schleimzellen vorhanden. Einem jungen, 4,8 cm langen *A. brachygaster* fehlen die Schleimzellen noch auf den Lamellen, während sie auf dem Kiemenblattstamm zahlreich vertreten sind. Wann die Ausbildung der Drüsenzellen auf den Lamellen beginnt, konnte aus Mangel an zusammenhängenden Entwicklungsreihen nicht festgestellt werden.

Stark abgeändert ist das Epithel der Kiemenlamellen bei den Periophthalmen. Die Kiemen sind ja typische Wasseratmungsorgane. Ihre Funktionsuntüchtigkeit in Luft kommt hauptsächlich dadurch zustande, daß die sehr zarten Kiemenlamellen, wenn sie nicht mehr frei im Wasser flottieren können, zusammenkleben; so wird die respiratorische Oberfläche stark verringert. Bei längerem Aufenthalt an Land kommt dazu die Gefahr der Austrocknung der Lamellen, wenn nicht in der Kiemenhöhle genügend Wasser zurückgehalten wird. Beim Übergang vom Wasser- zum Landleben sind in bezug auf die Kiemen zweierlei Anpassungen möglich: Entweder die Kiemen werden weitgehend rückgebildet, oder es müssen Einrichtungen getroffen werden, die ein Zusammenfallen der Kiemenlamellen verhindern. In letzterem Fall müssen sie verdickt und versteift werden; außerdem muß für Feuchthaltung gesorgt werden entweder dadurch, daß in der Kiemenhöhle Wasser zurückbehalten wird, oder aber durch Drüsensecrete.

Der erste Weg, für den die Amphibien während der Metamorphose ein typisches Beispiel sind, wird u. a. auch von dem zu den *Symbranchii* gehörenden *Amphipnous cuchia* Ham. Buch. eingeschlagen. Schon Hyrtl (1858) stellte fest, daß bei dieser Art nur auf dem zweiten Kiemenbogen Kiemenblättchen ausgebildet sind. Das (1928) zeigte, daß bei der Brut von *Amphipnous*, die zuerst in schlammigen Gruben lebt, auf keinem der fünf Kiemenbögen Kiemenblätter vorhanden sind. Später, wenn die Jungfische sich im freien Wasser aufhalten, bilden sich auf dem ersten, zweiten und dritten Kiemenbogen Filamente aus, die aber, abgesehen von wenigen auf dem zweiten Kiemenbogen, reduziert werden, wenn die vorwiegend terrestrische Lebensweise des ausgebildeten Tieres angenommen wird.

Die zweite Möglichkeit sehen wir bei den Periophthalmen verwirklicht. Alle vier Kiemenbögen tragen Kiemenblätter in normaler Anordnung. In bezug auf Schutzeinrichtungen der Kiemenlamellen haben sich die Arten der Gattung *Periophthalmus* verschieden weit differenziert. Stets ist das Oberflächenepithel stark drüsig ausgebildet. Es lassen sich drei Epitheltypen unterscheiden: Beim ersten Typ (Abb. 6) setzt sich das Lamellenepithel aus Deckzellen (*D.*), Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) und serösen Drüsen mit feinkörnigem Inhalt (*e.E.dr.*) zusammen. Diese Eiweißdrüsen sind an ihrer Oberfläche eingesenkt und entsprechen in ihrem Bau denjenigen im Stammepithel des Kiemenblattes. Entweder sind die Einsenkungen flach und einfach oval (so in Abb. 6, *e.E.dr.*) oder stark zerlappt und buchtig und reichen dann fast bis an die Zellbasis. Außer Schleim- und eingesenkten Eiweißzellen können auch

Körnerdrüsen vorhanden sein (Abb. 6, *K.dr.*), die jedoch gegenüber den ersteren zurücktreten. Dieselben Drüsenzellen wie auf den Lamellen finden sich stets auch im Epithel des Kiemenblattstammes. Diesem ersten Typ gehören an: *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*, *P. argentilineatus*, *P. dipus* und die meisten Rassen von *P. vulgaris*. Bei *P. koelreuteri* und *P. dipus* treten die Drüsenzellen nicht so massenhaft auf wie bei *P. vulgaris*; es finden sich vielmehr Stellen in den Schnit-

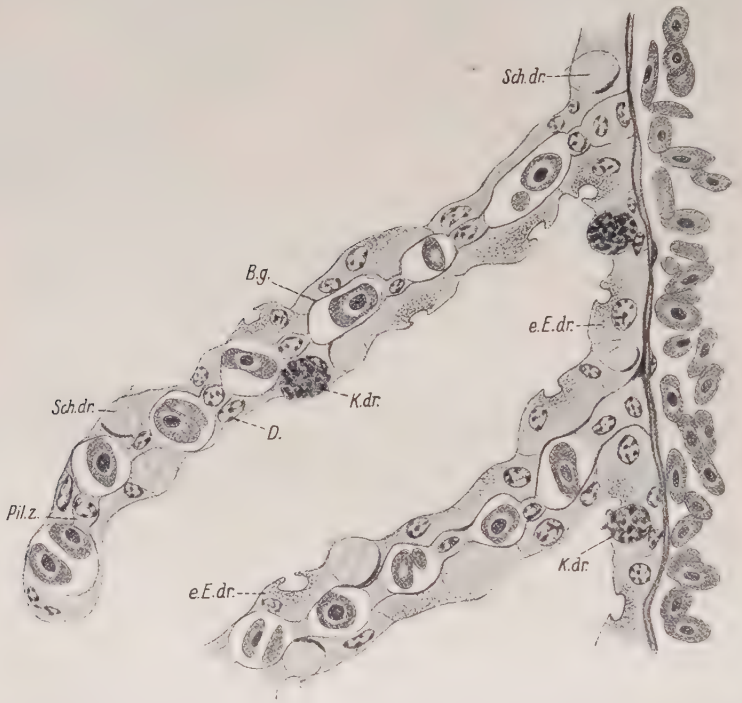


Abb. 6. Teil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt von *Periophthalmus vulgaris*. Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 3/4 verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, *D.* Deckzelle, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *K.dr.* Körnerdrüse, *Pil.z.* Pilasterzelle, *Sch.dr.* Schleimdrüse.

ten, wo die spindelförmigen Deckzellen im Oberflächenepithel weitaus überwiegen. Die Eiweißzellen sind relativ flach und ihre Einsenkungen nicht gelappt. Bei einigen *P. vulgaris*-Rassen sind diese Drüsenzellen ebenso ausgebildet (Abb. 6, *e.E.dr.*), und das Oberflächenepithel ist wohl im Vergleich zu *Gobius* verdickt, aber flacher als bei Typ 2; bei anderen *P. vulgaris*-Formen dagegen haben die Eiweißzellen eine mehr kubische Form angenommen und besitzen meist stark gelappte Einsenkungen. Das Epithel ist stärker verdickt, enthält jedoch noch reichlich Schleimzellen neben den acidophilen Drüsenzellen. Diese Formen

führen über zu dem zweiten Typ, bei dem Schleimzellen stets fehlen (Taf. 1, Abb. 1); das Lamellenepithel besteht aus hohen, kubischen Eiweißzellen (*e.E.dr.*) mit runden oder gelappten Einsenkungen, die meist durch einen kleinen Ausführgang ausmünden. Zwischen zwei Drüsenzellen schiebt sich häufig eine flache Deckzelle (*D.*) ein. Nach diesem zweiten Typ sind die Lamellen von *P. cantonensis cantonensis*, *P. chrysospilos* (Taf. 1, Abb. 1) sowie von zwei *P. vulgaris*-Rassen, die auf dem schlammigen Sandstrand bzw. in der Mangrove von Dobo (Aroe-Inseln) leben, gebaut. Ebenso wie die Lamellen trägt das Epithel des Kiemenblattstammes keine Schleimzellen, sondern zahlreiche eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*).

Dem dritten Typ gehören die Kiemen von *P. schlosseri* an. Hier sind die respiratorischen Lamellen am weitesten spezialisiert. Sie sind nicht mehr freie, ins umgebende Medium hinausragende Blättchen, sondern die einzelnen Lamellen sind miteinander verwachsen. Beim Präparieren unter dem Binocular ist es nicht möglich, die Lamellen mit einem Starmesser zu trennen, während das bei vielen kleineren Formen, wie *P. chrysospilos* und *P. vulgaris*, leicht gelingt. Das Kiemenblatt macht vielmehr den Eindruck eines kompakten Organs und hat äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der Pseudobranchie vom Typ 2 (Granel 1927), bei der die einzelnen Blätter noch frei in die Kiemenhöhle hereinragen, während die Lamellen verwachsen sind. Bei den kompakten Kiemenblättern von *P. schlosseri* erkennt man im Totalpräparat die Region, die einer Lamelle entspricht, nur an deren randlichem Blutraum, der unter dem Oberflächenepithel durchschimmert.

Den feineren Bau der Kiemenlamellen von Typ 3 zeigt ein Längsschnitt durch das Kiemenblatt von *P. schlosseri argentiventralis* (Abb. 7). Das Epithel, das am Grund der Lamellen den Stamm des Kiemenblattes bekleidet, ist mehrschichtig und enthält in der obersten Lage eingesenkte Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*); das Lamellenepithel selbst setzt sich fast nur aus diesen Drüsenzellen (*e.E.dr.*) zusammen, während die flachen Deckzellen (*D.*) sehr zurücktreten und Schleimzellen nur ausnahmsweise beobachtet wurden. Wenn an manchen Stellen der Schnitte das Epithel den Eindruck von Zweischichtigkeit erweckt, wie z. B. bei ×, so ist dies darauf zurückzuführen, daß die einzelligen, sehr breiten oder langgestreckten Drüsen nicht in Verbindung mit der Oberfläche getroffen sind; ihr distales Ende, das die Einsenkung mit dem kleinen Ausführgang enthält, ist meist sehr viel schmäler als ihre Basis, die sich unterhalb der Deckzellen verbreitert und den Eindruck einer zweiten, tiefer

liegenden Schicht erwecken kann, zumal die Kerne in der Hauptsache in diesem basalen Teil der Zelle liegen.

Das auffallendste Charakteristikum der Lamellen von *P. schlosseri* ist jedoch ihre teilweise Verwachsung sowohl am äußeren Umfang der benachbarten Lamellen als auch an ihren sich berührenden Flächen. Die Epithelzellen zweier Lamellen, sowohl Deck- als auch Drüsenzellen, liegen dicht aneinander und bilden eine einheitliche Zellage. Es kann so eine Deckzelle beiden Lamellen zugleich angehören, ebenso eine

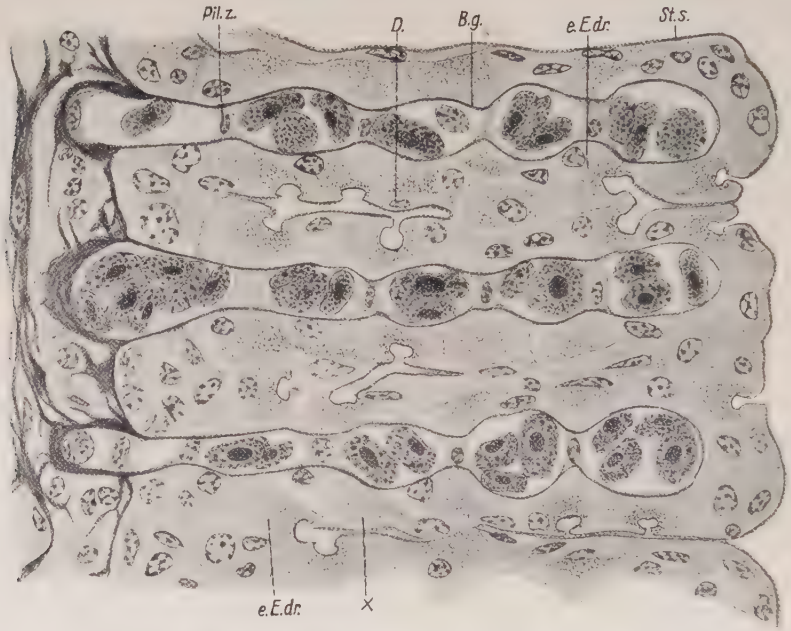


Abb. 7. Teil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt von *Periophthalmus schlosseri argentiventralis*. Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 3/4 verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, *D.* Deckzelle. *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *Pil.z.* Pilasterzelle, *St.s.* Stäbchensaum.

Drüsenzelle. Die Lamellen sind jedoch nicht in ihrem ganzen Umfang und nicht auf ihrer gesamten Fläche miteinander verwachsen wie etwa die der Pseudobranchien, sondern es sind ausgedehnte Spalträume vorhanden, die ein weitverzweigtes System bilden und die Grenze zwischen zwei Lamellen betonen. Sie öffnen sich nach außen durch eine Spalte. Um deren Größe im Vergleich zu den Verwachsungen festzustellen, wurden zwei nebeneinanderliegende Lamellen auf Kiemenblattlängsschnitten in ihrer ganzen Ausdehnung verfolgt. Ein Beispiel sei hier angeführt: Bei zwei Lamellen, welche in 51 Schnitten von 5 μ Dicke quer getroffen waren, verhielten sich die Verwachsungen und Öffnungen

nach außen folgendermaßen: vier Schnitte: Verwachsung, vier Schnitte: Spalte, vier Schnitte: Verwachsung, fünf Schnitte: Spalte, drei Schnitte: Verwachsung, zehn Schnitte: Spalte, drei Schnitte: Verwachsung, zehn Schnitte: Spaltung, vier Schnitte: Verwachsung, vier Schnitte: Spalte. In derjenigen Symmetrieebene der Lamelle, welche in Richtung des Stammes liegt, sind also die Spalten breiter als die Verwachsungen, während seitlich beide ungefähr dieselbe Breite besitzen. Auf einem medianen Querschnitt durch eine Reihe von Lamellen ist daher die Zahl der unverwachsenen Lamellen größer als die der verwachsenen; geht der Schnitt mehr seitlich durch die Lamellen, so ist sie nahezu gleich groß.

Die Epithelzellen tragen an ihrer Außenfläche einen Stäbchensaum (Abb. 7, *St.s.*). Ein solcher ist auf dem Lamellenepithel der Fischkiemen noch nicht beobachtet worden; unter allen von mir untersuchten *Gobiiformes* konnte er auch nur bei *P. schlosseri* festgestellt werden. Wenn dieser Tatsache auch keine besondere funktionelle Bedeutung zukommen dürfte, so kann man, vor allem auf Grund der obigen Befunde, doch sagen, daß die Kiemen von *P. schlosseri* im Vergleich zu denen anderer *Gobiiformes* am weitesten spezialisiert sind.

Es wurde von mehreren Autoren versucht, die respiratorische Oberfläche der Fischkiemen zu ermitteln, und zwar meist um festzustellen, ob bei verschieden großen Individuen derselben Art die respiratorische Oberfläche proportional dem Gewicht oder der Außenfläche des Tieres sich ändert. Riess (1881) hat als erster eine einigermaßen genaue Bestimmung der Kiemenoberfläche vorgenommen und fand bei einem Hecht 125 qmm respiratorische Oberfläche der Kiemenlamellen pro Gramm Körpergewicht. Er behauptet, daß bei Zunahme der Masse des Tieres auch die Kiemenfläche sich im selben Verhältnis vergrößere. Diese Annahme scheint aber wenig berechtigt zu sein, zumal kleinere Tiere einen regeren Stoffwechsel pro Gewichtseinheit aufweisen als größere. Die Atmungsintensität ist vielmehr, wie seitdem mehrfach bei Wirbeltieren festgestellt wurde, nahezu proportional der Körperoberfläche. Die von Pütter (1909) angegebenen Zahlen für den Sauerstoffverbrauch großer und kleiner Fische derselben Art zeigen sehr deutlich diese Proportionalität mit der Körperoberfläche, während das Verhältnis von Sauerstoffverbrauch zu Körpermasse bei verschieden großen Tieren ganz verschieden ausfällt. Pütter hat auch die Kiemenoberfläche bei einigen Fischen bestimmt; er konnte keine Proportionalität mit dem Gewicht feststellen, wie sie von Riess angenommen wurde;

wohl aber wächst seinen Zahlen nach die respiratorische Oberfläche ungefähr im gleichen Verhältnis wie die Körperoberfläche und kommt auch absolut genommen dieser sehr nahe (bei *Scorpaena*).

Auf Grund dieser Angaben scheint daher das Verhältnis Kiemenoberfläche zu Körperoberfläche bei Fischen von ähnlicher Gestalt, aber verschiedener Größe ungefähr konstant zu sein. Man kann also annehmen, daß der Vergleich dieser Zahl auch bei verschiedenen Arten von ähnlicher Form berechtigt ist. — Es soll nun festgestellt werden, ob bei den terrestrischen *Gobiiformes* sich die Kiemenoberfläche zur Körperoberfläche anders verhält als bei den im Wasser lebenden Arten.

Zur Messung der Körperoberfläche[1] denke man sich die Fläche der einen Körperhälfte in mehrere Trapeze zerlegt; als Grundlinien eines solchen Trapezes wird z. B. der halbe Körperumfang am cranialen Ende der Schwanzflosse und am caudalen Rand der ersten Rückenflosse gemessen. Die Höhe des Trapezes ist der Abstand zwischen diesen beiden Linien, und der Inhalt des Trapezes kann dann leicht berechnet werden.

Um die Kiemenoberfläche zu messen, wird zunächst die Zahl der Kiemenblätter auf jedem Kiemenbogen einer Körperseite festgestellt. Da nicht alle Blätter eines Kiemenbogens gleich groß sind, so werden ein größeres (*a*) und ein kleineres (*b*) Blatt herausgenommen und gezählt, wieviel Blätter von Größe *a* und wieviel von Größe *b* vorhanden sind. Dann wird die Zahl der Lamellen auf Blatt *a* und *b* festgestellt und eine Lamelle von mittlerer Fläche, bei bedeutenderem Größenunterschied auch zwei Lamellen, herauspräpariert und mit dem Zeichenapparat auf Millimeterpapier skizziert. Die Lamelle muß mit einem scharfen Messer ganz dicht an ihrer Ansatzlinie am Kiemenblatt abgetrennt werden, damit ein einigermaßen genauer Wert resultiert. Auf der Zeichnung wird die Oberfläche der Lamelle bei der bekannten Vergrößerung durch Auszählen der Quadratmillimeter bestimmt; diese Fläche wird verdoppelt und auf natürliche Größe umgerechnet, dann mit der Zahl der Lamellen multipliziert. Dies ergibt die respiratorische Oberfläche eines Kiemenblattes. Durch Multiplikation dieser Fläche mit der Zahl der Kiemenblätter von der Größe *a* bzw. *b* und Addition dieser Werte erhält man die respiratorische Oberfläche eines Kiemenbogens. Dies wird für alle vier Kiemenbögen durchgeführt. Der größte Fehler bei der Berechnung der Kiemenoberfläche dürfte schätzungsweise ± 10% betragen.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die gefundenen Werte. Bei *Gobius* ist die Kiemenoberfläche in einem Fall ungefähr gleich der Kör-

[1] Die paarigen und unpaaren Flossen wurden nicht berücksichtigt, da sie bei *Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* ungefähr denselben Flächeninhalt im Vergleich zur Gesamtkörperoberfläche haben dürften. Nur bei *Amblyopus* und *Trypauchen*, deren Flossen sehr klein sind, ist dadurch die Zahl für die Körperoberfläche im Vergleich zu der bei den übrigen Arten etwas zu groß; aber auch das Verhältnis Kiemenoberfläche : Körperoberfläche darf bei diesen beiden Arten nicht ohne weiteres mit dem von *G.*, *B.* und *P.* verglichen werden, da die Körperform eine andere ist.

Tabelle 1.

Art	Länge in cm	Körperoberfläche in qcm	Kiemenoberfläche in qcm	Kiemenoberfläche : Körperoberfl.
Gobius jozo	9,7	27,4	27,54	1 : 1
» *auratus*	5,4	8,14	9,5	1 : 0,86
» *caninus*	10,0	34,6	48,6	1 : 0,7
Boleophthalmus boddaerti .	12,6	40,0	33,6	1 : 1,2
» »	12,1	34,24	23,35	1 : 1,46
» *viridis* . .	6,8	9,16	6,62	1 : 1,38
Periophthalmus koelreuteri	10,7	46,6	21,55	1 : 2,16
» *dipus* . . .	9,8	35,12	12,3	1 : 2,85
» *chrysospilos*	5,8	12,72	4,28	1 : 2,97
» »	8,8	24	8,66	1 : 2,8
» *vulgaris* . .	6,7	14,7	4,74	1 : 3,1
» » . .	8,4	25	6,72	1 : 3,7
Amblyopus brachygaster . .	22	71,2	36,5	1 : 1,95
Trypauchen vagina	14,9	46,46	55,6	1 : 0,84

peroberfläche, in zwei anderen Fällen etwas größer als diese. Bei *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* dagegen bleibt die Kiemenoberfläche stets hinter der Körperoberfläche zurück. *B. boddaerti* zeigt ein Verhältnis von Kiemen- zu Körperoberfläche von 1 : 1,2 bzw. 1 : 1,46, *B. viridis* von 1 : 1,38. Diese Zahlen stehen ungefähr in der Mitte zwischen denjenigen von *Gobius* und *Periophthalmus*. Bei *Periophthalmus* ist die Körperoberfläche stets mehr als doppelt so groß wie die Kiemenoberfläche; dabei hat *P. koelreuteri* die relativ größte Kiemenoberfläche, dann folgen *P. dipus* und *P. chrysospilos* und schließlich *P. vulgaris*, bei dem zwei Messungen eine mehr als dreifache Körperoberfläche verglichen mit der Kiemenfläche ergaben. Den Unterschieden zwischen den einzelnen *Periophthalmus*-Arten möchte ich aber keinen besonderen Wert beilegen, zeigen doch gerade die Zahlen von *P. vulgaris*, wie sehr sie innerhalb einer Art schwanken können. Die Differenzen zwischen dem Verhältnis Kiemenoberfläche : Körperoberfläche bei zwei Individuen von *P. chrysospilos* (1 : 2,8 und 1 : 2,97) und von *B. boddaerti* (1 : 1,2 und 1 : 1,46) sind weniger groß und liegen innerhalb der Fehlergrenze. Bei *Trypauchen vagina* entspricht das Verhältnis der Kiemen- zu Körperoberfläche ungefähr dem von *Gobius*, während *Amblyopus brachygaster* mit dem Quotient 1 : 1,95 zwischen *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* steht. Es wurde aber schon oben betont, daß ein Vergleich dieser beiden Arten mit den übrigen *Gobiiformes* nicht zulässig ist. Wohl aber können *Gobius*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus*

miteinander verglichen werden. Und hierbei zeigen die Zahlen deutlich, daß die Beziehung Kiemenoberfläche zu Körperoberfläche sich bei den terrestrischen Formen zu ungunsten der Kiemenoberfläche verschiebt. Bei *Boleophthalmus* ist dieser Vorgang der Reduktion der respiratorischen Kiemenoberfläche nicht so weit fortgeschritten wie bei den Periophthalmen.

Die respiratorische Oberfläche allein ist allerdings kein eindeutiger Maßstab für die Funktionsfähigkeit eines Atmungsorganes; diese hängt noch von zahlreichen anderen Faktoren ab, z. B. von der Mechanik der Atembewegungen, der Blutversorgung, der Schnelligkeit der Blutbewegung durch das Organ, der Höhe und Durchlässigkeit des respiratorischen Epithels. Gerade dieser letzte Faktor aber wirkt bei *Periophthalmus* im gleichen Sinn wie die Verkleinerung der respiratorischen Kiemenoberfläche.

Es ist klar, daß die Größe der Gasdiffusion durch ein verdicktes Epithel, wie z. B. das von *Periophthalmus*, stark herabgesetzt wird. Die Schicht der Drüsenzellen auf jeder Seite erreicht oft dieselbe oder eine größere Höhe wie der zentrale Blutraum. Durch die Verdickung des Epithels und noch mehr durch die weitgehende Verwachsung bei *P. schlosseri* wird jedoch erreicht, daß die Lamellen außerhalb des Wassers gestützt werden und weniger stark zusammenfallen können. Als Schutz vor Austrocknung dienen die zahlreichen Drüsenzellen, wobei die mit Poren versehenen feinkörnigen Eiweißzellen überwiegen. Es wäre denkbar, daß in ihren Einsenkungen, besonders wenn sie stark gelappt sind und bis fast an die Zellbasis reichen, Wasser kapillar festgehalten wird, um die Feuchterhaltung zu unterstützen. Unwahrscheinlich ist, daß die Vertiefungen auch dazu dienen könnten, den Blutraum in nähere Berührung mit dem Außenmedium zu bringen, da eine Erleichterung des Gasaustausches durch die oft mit einem engen Ausführgang mündenden Einsenkungen nicht gut denkbar ist. Die Verwachsung der Lamellen bei *P. schlosseri* dürfte in erster Linie funktionell bedeutsam sein zur Stütze; ferner sind jedoch die weitverzweigten Hohlraumsysteme zwischen den Lamellen zusammen mit den Einsenkungen der Eiweißdrüsen wahrscheinlich sehr gut dazu befähigt, Wasser kapillar festzuhalten.

Drüsenzellen auf den Kiemenlamellen wurden von Rauther (1925) bei den Syngnathiden beobachtet. Während ein großer Teil der Fiederoberfläche einschichtig ist, erscheint diese an gewissen Stellen eigenartig modifiziert. »Es sind ihm (dem Epithel) dort nämlich große Zellen

eingelagert mit sehr feinwabigem, saure Farbstoffe lebhaft annehmendem Plasma; sie berühren die Oberfläche nur in geringer Ausdehnung an einer napfartig vertieften (porusartigen) Stelle. . . . Alles in allem müssen diese Zellen wohl als ‚Drüsen' betrachtet werden; wo sie vorhanden, ist das Epithel der Kiemenfältchen wohl als zweischichtig zu bewerten, wobei allein die drüsigen Zellen die tiefere Schicht bilden« (Rauther 1925, S. 274/275). Ähnliche seröse Drüsenzellen mit Vertiefungen beschreibt Franz (1920) in den tubulösen Drüsen der Epidermis des Mormyriden *Marcusenius longianalis* Blgr. als »zum Teil sehr große, schwach färbbare und nicht selten becher- oder flaschenförmig ausgehöhlte Zellen«. Das Vorkommen solcher Zellen und auch das Vorhandensein derselben im Kiemenblattepithel und in der Haut von *Gobius* läßt es wieder fraglich erscheinen, ob ihnen bei *Periophthalmus* eine besondere funktionelle Bedeutung zukommt; aber bei den angeführten Fällen handelt es sich doch mehr um vereinzelte Vorkommnisse, so daß man wohl annehmen darf, daß in dem massenhaften Auftreten dieser Eiweißzellen und in der teilweise starken Vertiefung ihrer Einsenkungen bei *Periophthalmus* eine besondere Anpassung an das veränderte Milieu zu sehen ist. Ob die Kiemen in dieser stark abgewandelten Form auch zur Luftatmung befähigt sind, könnte nur das Experiment entscheiden. Nach den histologischen Befunden aber halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß ein Gasaustausch, wenn auch in geringem Maße, durch das Oberflächenepithel hindurch stattfinden kann.

Anhang: Die Pseudobranchie.

Obwohl die Pseudobranchie bei den erwachsenen Teleosteern funktionell nichts mit der Atmung zu tun hat — sie soll eine innersecretorische Funktion haben und ferner den Blutstrom zum Auge regeln (Granel 1926, Vialli 1926 u. a.) —, so kann sie doch in morphologisch-histologischer Hinsicht mit den wahren Kiemen verglichen werden.

Granel (1927) stellt für *Gobius jozo* L. die Zugehörigkeit zum Typ I der Pseudobranchienausbildung fest, der durch freie Lamellen gekennzeichnet ist. Ferrari (1927) rechnet *Gobius paganellus* L. ebenfalls zu Typ I und beobachtet ein einschichtiges Epithel. *Periophthalmus koelreuteri* (aus dem südlichen Nigeria) wird von Ferrari zu Typ IV gestellt.

Bei sämtlichen, S. 3 und 4 genannten *Gobius*-Arten ist die Pseudobranchie nach dem Typ I (Granel 1927) gebaut. Die Blätter haben ein kiemenförmiges Aussehen und ragen frei in die Kiemenhöhle hinein. Die Lamellen sind nicht verwachsen; sie werden bei *Gobius auratus* und *G. ornatus* von drei Zellschichten bedeckt: Distal von den Pilasterzellen

liegen die großen Pseudobranchienzellen mit bläschenförmigem Kern und granuliertem, stark acidophilem Inhalt. Ihnen legen sich nach außen wenige, sehr flache, von spärlichem Plasma umgebene Kerne an, die sich nur durch ihren Chromatinreichtum von den Kernen der platten Zellen des Oberflächenepithels unterscheiden und Kerne der subepithelialen Schicht (Granel 1927) darstellen. — *Boleophthalmus viridis* und *B. boddaerti* gehören dem Typ II (Granel 1927) an: die Kiemenlamellen sind verwachsen, die Kiemenblätter jedoch frei. Während das Oberflächenepithel nicht zwischen die Lamellen eindringt, schiebt sich die subepitheliale Schicht zwischen die Pseudobranchienzellen zweier Lamellen ein und liegt ihnen dicht an. — Bei den S. 5 und 6 angeführten *Periophthalmus*-Arten ist die Pseudobranchie nach dem Typ IV (Granel) gebaut. Sie liegt als ein kompaktes, nach außen nicht hervortretendes Organ unter dem Epithel der Kiemenhöhle. Die subepitheliale Schicht und die Pseudobranchienzellen sind wie bei *Boleophthalmus* gebaut.

In mancher Hinsicht ähneln die Pseudobranchienzellen den »eingesenkten Eiweißzellen« der Kiemenlamellen von *Periophthalmus*. Die Granula haben in beiden Zellen dieselbe Struktur und Färbbarkeit; dagegen sind sie in der Pseudobranchienzelle meist zahlreicher vorhanden und finden sich besonders an der den Bluträumen zugekehrten Fläche, während in den acidophilen Zellen der wahren Kiemen die Granulationen nach außen angehäuft sind, und zwar um die stets vorhandenen runden oder gelappten Einsenkungen herum[1]. Außerdem unterscheiden sich die beiderlei Drüsenzellen durch ihre Herkunft: die eingesenkten Eiweißzellen stammen aus dem Oberflächenepithel, während die Pseudobranchienzellen einer tiefer liegenden Schicht angehören.

B. Die akzessorischen Atmungsorgane[2].

Parallel mit der Reduktion und Umbildung der Kiemen beim Übergang zum Landleben geht eine immer stärkere Ausbildung von akzessorischen Atmungsorganen. Rauther (1910) stellte bei *Periophthalmus koelreuteri* fest, daß ein zur Luftatmung dienendes »vascularisiertes Epithel« nicht nur auf der Hautoberfläche, sondern auch am Boden

[1] Bei *Gobius auratus* kommen in einzelnen Fällen an der Basis der Pseudobranchienlamellen über den acidophilen Zellen seichte Einsenkungen vor. Ob das Oberflächenepithel an dieser Stelle fehlt oder sehr dünn ist, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

[2] Der Kürze halber wird im folgenden immer von akzessorischen Atmungsorganen gesprochen werden, auch in den Fällen, wo diese nicht mehr bloß »akzessorisch« wirksam sind.

und Dach der Mundhöhle, in der gesamten Kiemenhöhle, ferner an der Innenfläche und auf den Siebfortsätzen der Kiemenbögen vorkommt. Außerdem vermutet er, daß auch der dünnhäutige Nasensack respiratorische Bedeutung haben könnte. — Eine vergleichende Untersuchung über die akzessorischen Atmungsorgane der *Gobiiformes* muß daher alle diese Organe umfassen, und zwar nicht bloß bei denjenigen Formen, bei denen sie respiratorisch wirksam sind, sondern auch bei den verschiedenen *Gobius*-Arten, die z. T. noch keine Anpassungserscheinungen an das Leben im Schlamm oder auf dem Land zeigen. Es soll daher zuerst die Haut, das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle, der Kiemenbögen und des Nasensackes bei einigen charakteristischen *Gobius*-Arten beschrieben werden, um eine Grundlage zu gewinnen für den Vergleich mit den Schlamm- und Landformen.

1. Feinerer Bau der akzessorischen Atmungsorgane.

a) *Gobius auratus.*

Die Haut weist einen für Teleosteer typischen Bau auf und setzt sich am Rumpf aus der Epidermis, der lockeren subepidermalen Schicht des Coriums, der Hauptschicht des Coriums und dem lockeren subcutanen Bindegewebe zusammen. Die Hauptschicht des Coriums besteht aus zahlreichen Lagen von straffen Bindegewebsfibrillen mit vereinzelten Kernen; das subepidermale Bindegewebe enthält wenige kleinere Gefäße, die in keine nähere Beziehung zur Epidermis treten. In der subepidermalen Schicht sind die Schuppentaschen ausgespart, lymphatische Räume, in denen die Schuppen liegen. Diese überdecken sich dachziegelartig. Durch das nach caudal gerichtete freie Ende jeder Schuppe wird die Epidermis in eine tiefe Tasche unter die Schuppe eingefaltet. An der freien Oberfläche der Haut besteht die Epidermis aus fünf bis elf Schichten: zu unterst eine Lage von hohen prismatischen Zellen mit großen runden Kernen und homogenem Protoplasma, darüber folgen drei bis acht Schichten von polygonalen, oft auch rautenförmig parallel zur Oberfläche gestreckten Zellen mit flüssigem Inhalt. Der langgestreckte oder rundliche Kern liegt in der Mitte oder am Rand der Zelle und ist von spärlichem Plasma umgeben, das in wenigen dünnen Strängen zum Rand zieht und dort einen feinen Belag bildet. Diese »vesiculösen« oder »Turgorzellen« wurden schon mehrfach in der Haut von Teleosteern beschrieben, so bei *Trachypterus taenia* von Kaschkaroff (1913), bei *Caranx trachurus*, *Periophthalmus koelreuteri* und *Gobius lesueuri* von Rauther (1927) und bei *Boleophthalmus boddaerti* von Harms (1928). Rauther weist darauf hin, daß die blasige Auf-

treibung der Zellen bei *G. lesueuri* nicht so bedeutend ist wie bei *P. koelreuteri*. Für die von mir untersuchten *Gobius*-Arten kann ich dieses Verhalten bestätigen.

Die äußeren ein bis zwei Deckschichten der Epidermis bestehen aus flachen Zellen mit langgestrecktem Kern; nach außen tragen sie einen feinen Stäbchensaum, die Zellgrenzen sind durch Schlußleisten hervorgehoben.

Rauther (1927) betont, daß im Bereich der vesiculösen Epidermis bei den oben genannten Fischen völliger Drüsenzellmangel bestehe. Bei *G. auratus* sowie bei den anderen untersuchten *Gobiiformes* konnte ich dagegen zwischen den Deckschichten Schleimdrüsen beobachten (siehe auch Kann 1926). Anitschkow und Pawlowsky (1923) haben außer Becherzellen bei *G. blennioides* und *nigronatus* auch acidophile Drüsenzellen beschrieben, die dem Typ der sackförmigen Körnerzellen angehören. Von vesiculösen Zellen erwähnen sie jedoch nichts.

Bei *G. auratus* konnten zweierlei acidophile Drüsenzellen festgestellt werden, die sich besonders an dem durch das freie Ende der Schuppen nach hinten geschobenen Teil der Epidermis befinden: einmal sackförmige Körnerdrüsen, die in ihrer histologischen Struktur vollkommen identisch sind mit den oben (S. 12) für das Kiemenblattepithel beschriebenen Körnerzellen; ferner kubische Eiweißzellen mit feinwabigem, mit Granula erfülltem Plasma, welche die obersten drei Zellschichten durchsetzen; ihr proximales Ende ist verbreitert, ihr distales schmal und wenig zwischen die umgebenden Deckzellen eingesenkt.

Am Kopf sind nur dorsal bis zum hinteren Augenrand und ventral bloß in einem kleinen caudalen Bezirk Schuppen vorhanden. Die Epidermis zieht glatt über die Schuppen hinweg und ist an deren Hinterrand nicht eingekerbt; sie ist höher als am Rumpf: auf ein Stratum germinativum von kubischen Zellen folgen bis zu 14 Schichten Turgorzellen. Diese sind unten polygonal, flachen sich nach oben immer mehr ab und lassen sich dann nicht mehr scharf von den zwei bis drei Deckschichten unterscheiden.

Das Epithel der Mundhöhle (Abb. 8), die den Raum zwischen den Kiefern und dem vorderen Rand der Pharyngealknochen und Kiemenbögen umfaßt, schließt sich in seiner Ausbildung an die Epidermis der Haut an. Es besteht außer dem Stratum germinativum (Abb. 8, *St.g.*) am Dach und Boden der Mundhöhle aus drei bis vier, seitlich aus ein bis zwei Zellschichten. Den äußeren Abschluß bilden Stäbchensaum und Schlußleisten. In der Flächenansicht zeigt es sich, daß die »Stäbchen«

Querschnitte von flachen, konzentrisch angeordneten Leisten sind, ähnlich, wie es RAUTHER (1925) für die Epidermis von *Nerophis* abbildet. Häufig sind Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) im Mundhöhlenepithel, während acidophile Drüsenzellen fehlen. Ungefähr dieselbe Dicke wie die Epidermis hat der straffaserige Teil des Coriums (*C.*), der aus dicht zusammengelagerten Fibrillenbündeln besteht, zwischen denen flache Kerne mit wenig Plasma liegen. Im subcutanen lockeren Bindegewebe sind Blutgefäße spärlich vorhanden; zwischen den straffen Faserbündeln des Coriums wurden nur Lymphspalten beobachtet.

Ganz ähnlich gebaut ist die Wandung der Kiemenhöhle. Auf der Innenfläche des Operculums setzt sich das Epithel aus vier bis fünf Schichten zusammen, an der äußeren Körperwand ist es etwas niedriger und kann nur aus zwei flachen Zellagen bestehen.

Auch das Epithel der Kiemenbögen zwischen den Reusen und seitlich zeigt keine Besonderheiten; es stimmt mit der inneren epithelialen Bekleidung des Operculums überein.

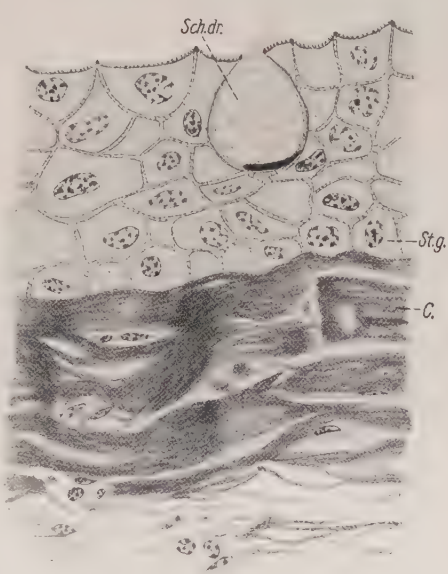


Abb. 8. Querschnitt durch das Mundhöhlenepithel von *Gobius auratus*. Susa. Azan; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 2/3 verkleinert. *C.* Corium, *Sch.dr.* Schleimdrüse, *St.g.* Stratum germinativum.

Das Geruchsorgan von *Gobius auratus* hat den für die *Acanthopteri* typischen Bau. Die vordere Nasenöffnung sitzt auf einer kleinen Papille und führt in einen Kanal, der schräg nach dorsal bis zur oberen Nasenöffnung verläuft. Diese sitzt, etwas mehr caudal als die vordere, unterhalb des Auges. In ihrem medialen und ventralen Teil ist die Röhre von hohem sensorischem Epithel bekleidet, das aus bewimperten Sinneszellen und aus Stützzellen besteht, während die nach dorsal gerichtete Wand der Röhre von niedrigem, mehrschichtigem Epithel gebildet wird ebenso wie der kleine Ausführgang, der vom olfactorischen Teil zur hinteren Nasenöffnung führt und von dem aus sich der Nasensack medial und ventral ausstülpt. Dieser läßt bei *G. auratus* wie bei den meisten *Acanthopteri* eine Sonderung in eine dorsale ethmoidale

und eine ventrale lacrimale Region erkennen. Letztere ist weit geräumiger und liegt mehr lateral, erstere dagegen ist von geringen Ausmaßen und mehr medial gelegen. Im Vergleich zu den unten zu besprechenden Periophthalmen ist die dorsoventrale und die mediolaterale Ausdehnung des Nasensackes recht gering. So reicht z. B. die ethmoidale Region nie bis zur Medianlinie. Der Nasensack ist von einem vierschichtigen Epithel ausgekleidet, das zwischen den flachen Epithelzellen zahlreiche Drüsenzellen enthält, vor allem Schleimzellen, ferner Körnerdrüsen und vereinzelte eingesenkte Eiweißdrüsen mit feinkörnigem Inhalt, die von der Oberfläche bis zur Basalmembran reichen. Auf das Epithel folgt eine dünne Schicht von straffen Bindegewebsfasern, darunter lockeres Bindegewebe, das vereinzelte Gefäße enthält. — Nach Burne (1909) soll die Funktion des Nasensacks darin bestehen, daß durch Bewegungen des Praemaxillare und des Maxillare der dorsale bzw. der ventrale Sack zusammengedrückt und erweitert wird, und daß dadurch der Wasserstrom, der durch die vordere Nasenöffnung ein- und durch die hintere austritt, unterstützt wird. Die Funktion der Nasensäcke bei wasserlebenden Gobiiden zu untersuchen, liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Jedenfalls aber hat das Epithel des Nasensackes ebenso wie das der Haut und der Mund- und Kiemenhöhle bei *G. auratus* keine respiratorische Bedeutung.

Einen ganz entsprechenden Bau dieser Epithelien weisen folgende *Gobius*-Arten auf: *G. jozo*[1], *G. panizzae*, *G. ornatus*, *G. xanthozoma* und *G. IX*, abgesehen von der unwesentlichen Tatsache, daß bei dem größeren *G. jozo* mehr und bei den kleineren Arten weniger Zellschichten vorhanden sind als bei *G. auratus*. — Das Epithel der Kiemenhöhle von *G. panizzae* ist durch eine außergewöhnlich starke Ausbildung von Drüsenzellen bemerkenswert. Diese sind senkrecht zur Oberfläche langgestreckt und meist von ellipsoidartiger Gestalt. Sie liegen dicht nebeneinander und sitzen mit ihrem proximalen Teil der Basalmembran auf; ihr distales Ende ist meist etwas verschmälert und mündet nach außen, so daß diese Zellen also die gesamte Höhe des Epithels einnehmen. Ihrem ganzen Bau nach sind es Becherzellen; der sichelförmige Kern liegt basal und ist dicht mit Chromatin erfüllt. Die Hauptmasse des Zellkörpers nimmt das mucinhaltige Secret ein, das grobe Maschen bildet. Zwischen der Basis der Schleimdrüsen sitzen der Basalmembran einzelne flache Zellen des Stratum germinativum auf; ebenso liegen zwischen den freien Enden der Becherzellen wenige indifferente Deckzellen, zwischen denen sich auch kleine Schleimzellen von der gleichen Aus-

[1] Das Geruchsorgan von *G. jozo* wurde nicht untersucht.

bildung wie im Mundhöhlenepithel finden, die den großen Drüsenzellen dicht angelagert sein können, aber sehr viel kleiner bleiben. — Möglicherweise schützt der Schleim die Kiemenhöhlenwand und die Kiemen vor Beschädigung durch eindringende Sandkörnchen.

b) *Gobius caninus*, *Gobius III*, *Gobius IV* und *Gobius V*.

Im Vergleich zu *Gobius auratus* bieten die Haut, die Auskleidung der Kiemen- und Nasenhöhle und das Epithel der Kiemenbögen nichts Neues. Dagegen ist bei diesen Arten eine stärkere Blutversorgung der Mundschleimhaut vorhanden.

Als Beispiel sei das Epithel des Mundhöhlendaches von *G. caninus* herausgegriffen (Abb. 9). Es ist, verglichen mit dem eines ungefähr gleich großen *G. jozo* sehr viel flacher und besteht nur aus drei Schichten. Außer Becherzellen (Abb 9, *Sch.dr.*), deren Öffnungen zwischen den Konturen der anliegenden Deckzellen eingesenkt sein können, finden sich große Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*), die der Basalmembran aufsitzen (in Abb. 9 etwas abgehoben) und an der Oberfläche einen kleinen Porus besitzen. Sie entsprechen den »eingesenkten Eiweißdrüsen«. Zwischen den Epithelzellen finden sich zahlreiche Intercellularräume, auch Lymphocyten (*L.*). Das Corium (*C.*) besteht wie bei *G. auratus* aus straffen Bindegewebsfibrillen, enthält aber, dem Epithel zugewendet, zahlreiche Kapillaren (*Kap.*), die etwas unterhalb der Basalmembran liegen können wie in Abb. 9. Die Bindegewebsschicht zwischen Kapillare und Epithelbasis kann jedoch auch sehr dünn sein; dann liegen die Kapillaren dicht unter der Basalmembran und können diese nach außen vorbuchten. Ein Gasaustausch zwischen Außenmedium und Blut dürfte in dieser zweiten Modifikation des Epithels sehr wahrscheinlich sein. Im ersten Fall (Abb. 9) ist eine respiratorische Bedeutung der Gefäße auf Grund von nur histologischen Untersuchungen zum mindesten zweifelhaft.

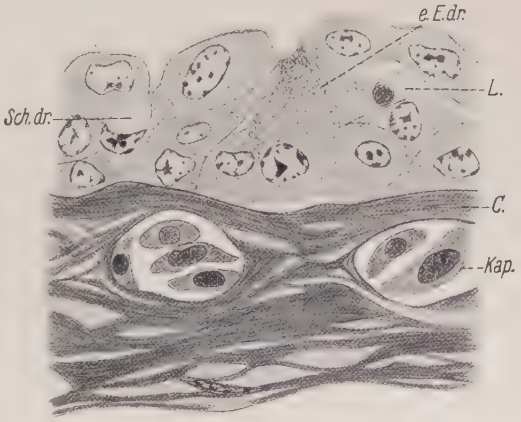


Abb. 9. Querschnitt durch das Mundhöhlenepithel von *Gobius caninus*. Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 148, auf 2/3 verkleinert. *C.* Corium, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *Kap.* Kapillare, *L.* Lymphocyt, *Sch.dr.* Schleimdrüse.

Doch zeigt ja ein Vergleich mit *G. jozo*, dessen Epithel zudem höher ist als bei *G. caninus*, daß zur Ernährung des Epithels eine solche stärkere Blutversorgung nicht benötigt wird. Auf diese Frage soll später noch näher eingegangen werden.

c) *Gobius II.*

Bei dieser Art findet sich außer im Corium der Mundhöhlenwand auch dicht unter der Epidermis ein Netz von Kapillaren, welche die Basamembran vorwölben und die darüberliegenden Epidermiszellen plattdrücken, so daß man wohl berechtigt ist, eine schwache Hautatmung anzunehmen.

d) *Apocryptes lanceolatus.*

An der Basis der Epidermis, deren vesiculöse Zellen im Vergleich zu *Gobius* sehr viel größer sind, ist ein dichtes Kapillarnetz vorhanden. Ferner ist das Epithel der Mundhöhle und — im Gegensatz zu *G. caninus* und *G. II* — auch das der Kiemenhöhle sehr stark mit Blutgefäßen versorgt. Es setzt sich nur aus zwei bis drei flachen Zellschichten zusammen, und das Kapillarnetz befindet sich dicht unterhalb der Basalmembran.

Ehe ich dazu übergehe, die akzessorischen Atmungsorgane bei den schlamm- und landlebenden *Gobiiformes* zu beschreiben, sei erläutert, was im folgenden unter »vascularisiertem Epithel« verstanden werden soll. Schaffer (1927) hat in seiner zusammenfassenden Darstellung über Gefäße im Epithel sich der Definition von Joseph (1898) angeschlossen und betont, daß nur dann von intraepithelialen Gefäßen gesprochen werden könne, wenn sie anastomosierende Schlingenbildungen zeigen, die rings von Epithelzellen umgeben sind. Im Anschluß an Schaffer werde auch ich nur dann von »Gefäßen i m Epithel« oder »vascularisiertem Epithel im engeren Sinne« sprechen, wenn diese, losgelöst von ihrer bindegewebigen Unterlage, sich zwischen den Epithelzellen verzweigen. Ausgeschlossen werden bei dieser strengen Definition alle diejenigen Fälle, wo das Kapillarnetz nur das Epithel von unten her einbuchtet, so daß die Epithelzellen entweder sehr flachgedrückt werden oder daß eine oder mehrere Zellschichten überhaupt ausfallen. In einem solchen Fall ist die Kapillare tatsächlich auf den größten Teil ihres Umfanges von Epithelzellen umgeben und nur mit der schmalen, nach innen gekehrten Fläche dem Bindegewebe aufgelagert. Da auch hierbei das Epithel durch die Kapillaren umgestaltet wird, und da diese funktionell ähnlich wirksam sein dürften wie die echten intraepithelialen Gefäße, so wird im folgenden auch ein derartiges Epithel

»vascularisiertes Epithel« genannt werden (siehe auch Hintzsche 1930 und Rauther 1910, Fig. 8). Von intraepithelialen Gefäßen und vascularisiertem Epithel im engeren Sinne soll dagegen nur in dem oben beschriebenen Spezialfall gesprochen werden.

e) *Amblyopus brachygaster.*

Die Haut (Abb. 10) entbehrt der Schuppen; besonders in den tieferen Schichten der Epidermis sind die vesiculösen Zellen (*ves.Z.*) groß und polygonal, während sie sich nach oben mehr abplatten. Die flachen Zellen der Deckschicht (*D.*), zwischen denen Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) eingestreut sind, schließen die Epidermis nach außen ab. Im Corium (*C.*) liegt ein Netzwerk von Kapillaren (*Kap.*), das dicht unter der Epidermis verläuft, diese aber nicht einbuchtet.

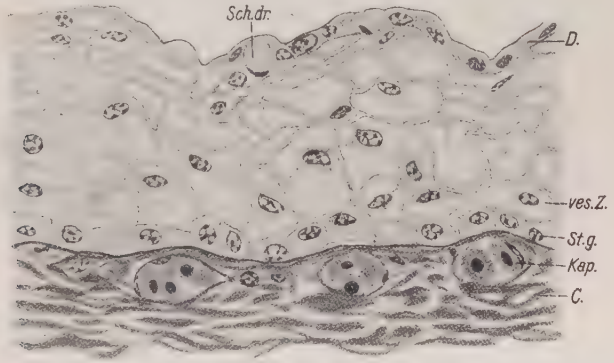


Abb. 10. Querschnitt durch die Haut der Körperoberseite von *Amblyopus brachygaster*. Susa, Azan; Leitz Imm. 1/12, Oc. 2, Tblg. 152, auf 3/4 verkleinert. *C.* Corium, *D.* Deckschicht, *Kap.* Kapillare, *Sch.dr.* Schleimdrüse, *St.g.* Stratum germinativum, *ves.Z.* vesiculöse Zelle.

Im Gegensatz dazu ist das Epithel der Mundhöhle sehr stark vascularisiert; es steigen Gefäße aus dem Bindegewebe senkrecht zur Oberfläche empor und drängen die Epithelzellen beiseite; in den äußeren Schichten des Epithels dicht unter der Oberfläche verzweigen sich die Kapillaren in einer Ebene, so daß sie also echte intraepitheliale Kapillaren darstellen, Verhältnisse, wie sie sich unter den *Gobiiformes* sonst nur bei *Periophthalmus chrysospilos* und *schlosseri* vorfinden. Dieses stark vascularisierte, vier- bis fünfschichtige Epithel findet sich in der Mundhöhle nur dorsal und ventral, seitlich dagegen ist die Schleimhaut sehr flach. Hier dringen die Gefäße nicht in das Epithel ein, sondern spalten sich an der Grenze gegen das Corium kapillar auf. — Bei einem jungen, 4,8 cm langen *Amblyopus brachygaster* ist die dorsale Mundschleimhaut vierschichtig, und nur an ihrer Basis sind Kapillaren vorhanden. Im

Gegensatz dazu ist ventral das Epithel sehr niedrig, und die Kapillaren wölben die Basalmembran nach außen vor, so daß über ihnen nur ein dünner, meist kernloser Teil einer Deckzelle liegt. Stets bleiben die Gefäße, die sich an der Epithelbasis reich verzweigen, mit ihrer nach innen gekehrten Seite in Verbindung mit dem Corium; erst bei der Verdickung des Epithels während der Größenzunahme des Tieres müssen die Kapillaren, um dicht unter der Oberfläche bleiben zu können, senkrecht ins Epithel aufsteigen und sich in den obersten Schichten aufspalten, ohne ihre direkte Verbindung mit dem Corium beizubehalten.

Ebenfalls stark vascularisiert ist das die Kiemenhöhle auskleidende Epithel. Da jedoch dieses nur aus zwei oder drei Schichten besteht, so verzweigen sich die Kapillaren nicht intraepithelial, sondern sie buchten das Epithel von unten her stark ein, lassen aber wie in der Mundhöhle nur einen schmalen, meist kernlosen Plasmasaum zwischen ihrer Wandung und dem Außenmedium bestehen.

Nicht vascularisiert ist das Epithel der Kiemenbögen; es zeigt aber im Vergleich zu dem von *Gobius* insofern eine stärkere Blutversorgung, als in den obersten Lagen des Coriums ein Netz von Kapillaren vorhanden ist, das dicht unter dem Stratum germinativum verläuft.

Der Nasensack gleicht in Ausdehnung und Wandung dem von *G. auratus*.

f) *Trypauchen vagina.*

Während die Haut am Rumpf in ihrem Bau vollständig mit der von *Amblyopus brachygaster* übereinstimmt, sind in der Haut des Kopfes sehr eigenartige Beziehungen zwischen Epidermis und Blutgefäßen zu beobachten (Abb. 11). Von dem in den oberen Coriumschichten (*C.*) befindlichen Kapillarnetz gehen Schlingen (*Kap.S.*) ab, die, umgeben von Bindegewebe, gegen die Epidermis vordringen. Das zu- und das abführende Gefäß verlaufen zunächst einander parallel nahezu senkrecht zur Epidermisoberfläche. In der Höhe des oberen Drittels der Epidermis sind sie vielfach verschlungen und anastomosieren auch direkt miteinander. Es können schon im senkrecht aufsteigenden Teil Gefäße sich abspalten (bei ×), die distal wieder in die Schlingen einmünden. Eine dünne Bindegewebsmembran umgibt die Kapillaren, die nicht zwischen die Epidermiszellen eindringen; die Papille ist vielmehr allseitig, auch distal, von den Zellen des Stratum germinativum (*St.g.*) überzogen. Wir haben es hier also mit echten, sehr eigenartigen Bindegewebspapillen zu tun. - Besonders dorsal und ventral fällt die Epidermis des Kopfes durch ihre bedeutende Dicke auf, die 250 μ und mehr betragen kann. Den Hauptteil nehmen die vesiculösen Zellen (*ves.Z.*)

ein, die in den unteren Schichten langgestreckt sind und distalwärts eine mehr polygonale Form annehmen. Nach außen wird die Epidermis durch zwei bis drei Deckschichten (*D.*) von Zellen mit gleichmäßigem Plasmainhalt abgeschlossen, zwischen denen Schleimzellen auftreten können. In der Epidermis des Rumpfes kommen daneben, besonders

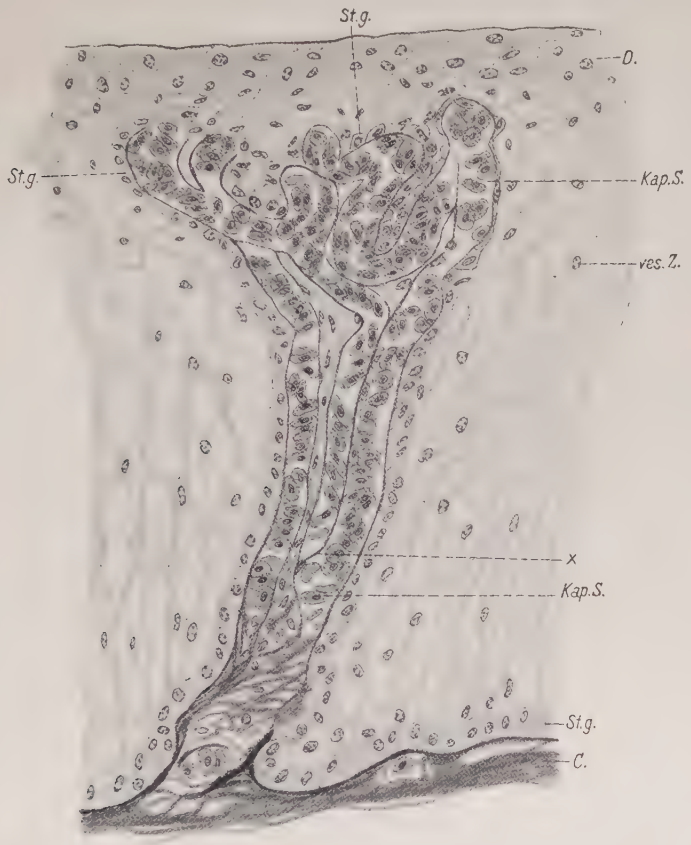


Abb. 11. Querschnitt durch die Haut der Oberseite des Kopfes von *Trypauchen vagina*. Susa, Azan; LEITZ Obj. 7, Oc. 1, Tblg. 150, auf 4/5 verkleinert. *C.* Corium, *D.* Deckschicht, *Kap.S.* Kapillarschlinge, *St.g.* Stratum germinativum, *ves.Z.* vesiculöse Zelle.

zwischen die Turgorzellen eingeschaltet, große, runde Drüsenzellen vor mit wabigem Inhalt und basalliegendem, stark pyknotischem Kern, die in ihrer Form ganz mit den »Becherzellen« übereinstimmen; ihr Secret aber wird durch Mucikarmin nicht gefärbt. Es liegt also hier vielleicht ein ähnlicher Fall vor, wie ihn RAUTHER (1925) bei den Syngnathiden beschreibt; er nennt diese Drüsenzellen vorläufig »helle Drüsen« und hebt hervor, daß man sie auf Grund vergleichend-histologischer Tatsachen

als Schleimdrüsen bezeichnen könnte, daß aber ihr Inhalt »strukturell und färberisch« niemals den »echten Schleimdrüsen« völlig entspreche.

Die Blutversorgung der Kopfhaut von *Trypauchen vagina* hat sich im Vergleich zu der von *Amblyopus brachygaster* viel weiter differenziert; dagegen ist die Mundhöhlenschleimhaut bei *Tr. vagina* weniger intensiv durchblutet. Die Kapillaren verzweigen sich nämlich nur innerhalb der obersten Coriumschichten und treten in keine näheren Beziehungen zum Epithel. Schleimdrüsen sind häufig, dagegen fehlen acidophile Drüsenzellen.

Nichts wesentlich Neues im Vergleich zu *A. brachygaster* bieten das Kiemenhöhlenepithel und die Schleimhaut des Nasensackes und der Kiemenbögen. In diesen Epithelien sind an Drüsenzellen bei *A. brachygaster* nur Schleimzellen, bei *Tr. vagina* dagegen Körnerdrüsen und eingesenkte Eiweißzellen vorhanden (siehe auch die Drüsenzellen des Kiemenblattepithels).

g) *Boleophthalmus.*

Die Haut bei *B. viridis* ist ebenfalls respiratorisch wirksam, die morphologisch-histologische Differenzierung ist jedoch einen anderen Weg gegangen wie bei *Trypauchen.* — *B. viridis* hat am Kopf und Rumpf keine Schuppen; nur vom After an bis zur Schwanzflosse sind kleine, mit bloßem Auge nicht erkennbare Schuppen vorhanden. Ihr Durchmesser ist so gering, daß sie sich nicht dachziegelartig überdecken, im übrigen zeigen sie aber die für die Teleosteer typische Anordnung. Die Epidermis zieht oberflächlich glatt über die Schuppe hinweg; letztere stößt mit der caudalen Kante gegen das Stratum germinativum vor, so daß die Epidermis an dieser Stelle dünner ist. Während sie normal außer dem Stratum germinativum drei Schichten polygonale vesiculöse Zellen und zwei Lagen flache Deckzellen umfaßt, liegt hier zwischen Basalschicht und Deckzellen nur eine Lage von sehr flachen Turgorzellen. In der flachen bindegewebigen Vorbuchtung bilden die unter der Epidermis verlaufenden Kapillaren eine Schlinge, indem sie sich über der Schuppe dicht dem Stratum germinativum anlegen. Es ist also hier im Anschluß an die Schuppe eine primitive, flache Coriumpapille vorhanden, in der die Gefäße des Coriums näher an der Oberfläche liegen und wahrscheinlich eine allerdings noch primitive Hautatmung ermöglichen. Bemerkenswert ist, daß die flachen Papillen nur im Anschluß an die Schuppen sich finden. Da, wo keine Schuppen vorkommen, ist die Epidermis überall gleich dick, und die wenigen, in den obersten Coriumschichten liegenden Kapillaren buchten die Epidermis nicht vor.

Eine weitere Differenzierung der Papillen findet sich auf dem Operculum (Abb. 12). Hier ist die Epidermis nicht bloß flach von unten her eingedellt, sondern es sind knopfförmige Papillen vorhanden, die eine Erweiterung des Coriums darstellen. Die straffen Fibrillenzüge des Coriums (*C.*) lockern sich am Grund der Papille auf und geben Fasern zu ihrer Peripherie ab. Im Mittelpunkt der Papille kann auch eine kompaktere Masse von Bindegewebe liegen, von der aus Stützfasern nach außen strahlen. Am Grund ist die Papille leicht verengt; hier tritt aus dem Corium ein Gefäß ein (*Kap.S.*), das schräg nach außen emporsteigt und dann in einem Bogen an der Peripherie der Papille entlangzieht, ohne Seitenäste abzugeben, und schließlich, senkrecht absteigend,

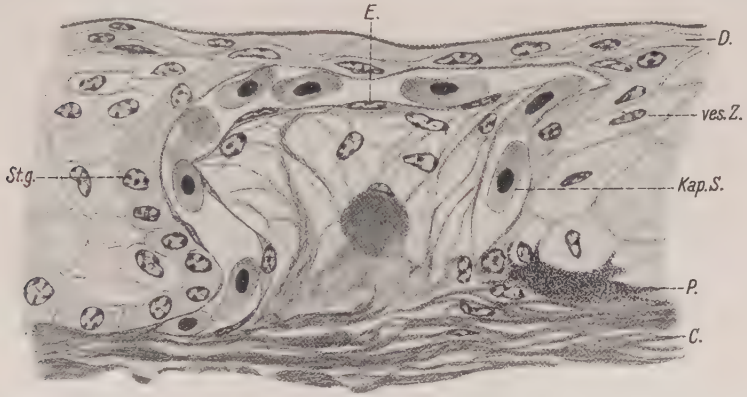


Abb. 12. Querschnitt durch die Haut des Operculums von *Boleophthalmus viridis*. Susa, Azan; Leitz Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 3/4 verkleinert. *C.* Corium, *D.* Deckschichten, *E.* Endothel, *Kap.S.* Kapillarschlinge, *P.* Pigment, *St.g.* Stratum germinativum, *ves.Z.* vesiculöse Zelle.

die Papille wieder verläßt. (Der abgebildete Schnitt ist etwas schräg geführt, so daß das Gefäß in der Papille in seinem ganzen Verlauf getroffen ist.) Es liegt hier also eine einfache Gefäßschlinge vor (*Kap.S.*). Die Kuppel der Papille wird von zwei Lagen flacher Zellen gebildet. Es konnte nicht sicher festgestellt werden, ob die untere Schicht dem Stratum germinativum entspricht, das an den Seiten die Papille deutlich umfaßt (*St.g.*), oder ob sie die unterste Deckschicht (*D.*) darstellt. Das erstere ist wahrscheinlicher, könnte aber wohl nur durch entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen sichergestellt werden, wie dies bei den komplizierter gebauten Papillen von *Boleophthalmus boddaerti* möglich war (vgl. Abb. 43 und 44).

Dorsal am Kopf und in einer schmalen, daran anschließenden Zone am Rumpf bis zum vorderen Ansatzpunkt der zweiten Rückenflosse

zeigen die Hautpapillen eine noch weitere Spezialisierung als an der Außenfläche des Operculums. Der äußere Durchmesser der Papille ist größer, und das aufsteigende und das absteigende Gefäß sind von Pigment umhüllt und meist unverzweigt (nur in wenigen Fällen konnte eine Aufspaltung eines der Gefäße beobachtet werden). Das zuführende Gefäß wird mit dem abführenden nicht durch ein gerades Kapillarstück verbunden, sondern zwischen beiden schaltet sich ein Netzwerk von Kapillaren ein, die von einer zarten Bindegewebsmembran umhüllt sind und sich von unten her zwischen die beiden Deckzellagen, welche die Papille nach außen begrenzen, eindrängen. So bleibt über den Kapillaren nur eine dünne Plasmaschicht als Teil einer oder zweier aneinanderliegender Deckzellen der obersten Lage übrig. Meist enthält diese Platte über der Kapillare keinen Kern. — Es haben sich also hier, gerade an den Stellen des Kopfes, die am meisten mit der Luft in Berührung kommen, leistungsfähigere Hautatmungsorgane herausgebildet als an den übrigen Körperteilen.

Noch weiter differenziert sind die respiratorischen Papillen in der Haut von *Boleophthalmus boddaerti* (Harms 1928, Abb. 27). Diese finden sich auf der Oberseite des Kopfes bis zu einer Linie, die den ventralen Ansatzpunkt der Branchiostegalmembran mit dem Mundwinkel verbindet, ferner in der Haut des Basalstückes der Brustflossen und an den Seiten des Rumpfes in einer sich caudodorsal keilförmig zuspitzenden Zone bis unter die Mitte der zweiten Rückenflosse. Besonders groß ist der Durchmesser der knopfförmigen Papillen auf der dorsalen Fläche des Kopfes und seitlich vom Ansatz der ersten Rückenflosse.

Schuppen finden sich am ganzen Körper außer an der Haut des Unterkiefers. Da, wo die Haut keine Papillen enthält, hat sie große Ähnlichkeit mit der von *Gobius*, so z. B. am Schwanz. Die Epidermis ist hier relativ dünn; auf ein flachzelliges Stratum germinativum folgen ein oder zwei Schichten platter vesiculöser Zellen und eine Deckschicht. An der Grenze zwischen zwei Schuppentaschen ist die Epidermis tief eingefaltet und schiebt sich keilförmig zwischen das Bindegewebe der Schuppentaschen ein. Diese Einfaltung ist schmal und besteht aus zwei Lagen von Stratum germinativum, zwischen denen eine Schicht von Turgorzellen liegt. Es entsteht so ein Bild, als ob die Schuppentaschen sich weit gegen die Epidermis hineindrängten und zwischen sich bloß eine schmale Zunge von Epidermis bestehen ließen, also eine Art von großräumiger Papillenbildung, wobei die interpapilläre Epidermis auf einen kleinen Raum beschränkt wird. Im lockeren Bindegewebe der

Schuppentasche liegen auf den Querschnitten zerstreut Kapillaren, die sich oft dicht unter die Epidermis legen, diese aber nicht vorwölben.

Ventral am Kopf ist die Epidermis weniger tief zwischen die Schuppen eingefaltet, und die Form der gegen das Epithel vorstoßenden Schuppentasche ähnelt schon viel mehr einer echten Coriumpapille, die von lockerem Bindegewebe erfüllt ist. Die Epidermispfeiler zwischen zwei »Papillen« ziehen nicht schräg, sondern senkrecht zur Oberfläche nach innen; auch sind sie viel breiter als die Einfaltungen zwischen den wahren Schuppentaschen, aber schmäler als die Epidermisteile, die zwei echte respiratorische Papillen voneinander trennen. Respiratorisch dürften die »Papillen« ventral am Kopf, wenn überhaupt, so doch von sehr geringer Bedeutung sein, denn die Blutversorgung stimmt mit der der echten Schuppentaschen überein.

Bei den echten respiratorischen Papillen von *B. boddaerti* (Taf. 1, Abb. 2) ist ebenfalls eine konstante Beziehung zu den Schuppen vorhanden: jeder Schuppe entspricht stets nur eine Papille. Die Epidermis setzt sich außer den flachen bis kubischen Zellen des Stratum germinativum (*St.g.*) aus vier bis zehn Lagen großer vesiculöser Zellen (*ves.Z.*) und ein bis zwei Deckschichten (*D.*) zusammen, zwischen die Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) eingelagert sind. Die Papille ist am Grund verengt: hier schiebt sich die Schuppe mit ihrer caudalen Kante gegen die Papille vor, und an dieser Stelle treten auch das zu- und das abführende Gefäß in die Papille ein. Vom freien Rand der Schuppe strahlen bindegewebige Stützfasern (*St.f.*) aus, sich häufig verästelnd. Sie gehören der lockeren, subepidermalen Schicht des Coriums an, welche die Schuppe allseitig umgibt und reich an Pigmentzellen (*P.*) ist. Die Gefäßversorgung der Papille ist weit komplizierter als bei *B. viridis*. Da die zu- und abführenden Gefäße von einem Pigmentmantel umgeben sind, ist ihr Verlauf in einem ungefärbten Totalpräparat verhältnismäßig einfach und übersichtlich wahrzunehmen (Abb. 13). Im subcutanen Bindegewebe zweigen von den größeren Arterien und Venen kleinere Gefäße ab, die das straffe Corium durchbrechen (in Taf. 1, Abb. 2 ist die Durchtrittsstelle nur angeschnitten) und zwischen den sich dachziegelartig überdeckenden Schuppen ins subepidermale Bindegewebe eintreten. Hier verlaufen stets zwei solche Gefäße dicht nebeneinander und parallel mit der Schuppe: das kleinere ist die Arterie (Abb. 13, *A.*) und das größere die Vene (*V.*) einer Papille. Am hinteren Rand der Schuppe biegen beide Gefäße nahezu rechtwinklig nach oben und dringen in die Papille ein, die Vene dem seitlichen Rand der Blase näher, die Arterie ziemlich in der Mitte. Während die Arterie sich in mehrere Äste auf-

spaltet (in Abb. 13 z. B. in fünf), die radial nach außen und oben strahlen, teilt sich die Vene stets in zwei Gefäße (*R.*), welche sich ungefähr in halber Höhe ringförmig der Epidermis anlegen. Der Ring ist nicht ganz geschlossen, da sich die Gefäße vorher kapillar zerteilen; von den beiden Ringgefäßen gehen nach der seitlichen und oberen Peripherie der Papille Seitenzweige ab. In Abb. 13 führt ein Ast auch nach der Mitte der Papille zu, die übrigen aber strahlen nach außen und oben. Die kapillare Verbindung zwischen den Seitenzweigen der Arterie und Vene ist auf Abb. 13 nicht zu sehen, da die Kapillaren keinen Pigmentmantel be-

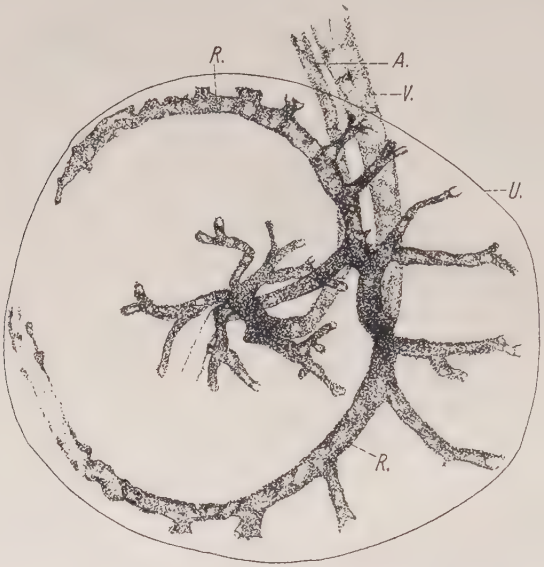


Abb. 13. Aufsicht auf die Gefäße einer Papille von der medianen Kopfhaut von *Boleophthalmus boddaerti*. Formol; Leitz Obj. 3, Zeiss Komp. Oc. 12, Tblg. 0, auf 2/3 verkleinert. *A.* Arterie, *R.* Ringvenen, *U.* oberer Umfang der Papille, *V.* Vene.

sitzen. Die Gefäße sind pigmentiert, bis sie die Basalmembran der Epidermis erreichen; dann spalten sie sich in Kapillarnetze (Taf. 1, Abb. 2, *Kap.*) auf, welche die Epidermis der Kuppel von unten her vorwölben (Taf. 1, Abb. 2). Das vascularisierte Epithel ist also in den Hautpapillen von *B. boddaerti* ebenso gebaut wie in den dorsalen Papillen von *B. viridis*; jedoch ist bei *B. boddaerti* die respiratorisch wirksame Fläche größer und ihre Blutversorgung entsprechend komplizierter.

Es sei noch bemerkt, daß der Vergleich zwischen der Haut am Schwanz, den einfachen Papillen ventral am Kopf und den echten respiratorischen Papillen nur ein rein morphologischer sein kann und nicht etwa besagen soll, daß dieser Weg in der Phylogenese beschritten

worden sein muß. Die Ontogenie zeigt vielmehr (siehe unten S. 86—88), daß die respiratorischen Papillen sich bilden, bevor sich Schuppen anlegen, daß also die Papille nicht etwa als eine umgebildete Schuppentasche angesprochen werden muß, so naheliegend dieser Vergleich auch ist. Ferner können beim ausgewachsenen Tier echte respiratorische Papillen vorhanden sein da, wo Schuppen fehlen, so in einem schmalen Streifen am ventralen Rand des Operculums, seitlich unterhalb der Augen, zwischen Oberkiefer und Augen sowie in der Haut des Unterkiefers.

Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle ist bei *B. viridis* und *boddaerti* übereinstimmend gebaut und ähnelt außerdem sehr stark dem Kiemenhöhlenepithel von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen*

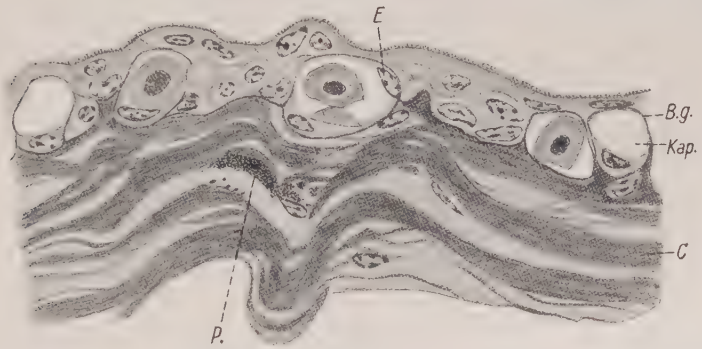


Abb. 14. Querschnitt durch die Mundhöhlenschleimhaut von *Boleophthalmus boddaerti*. Susa, Azan; Leitz Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 4/5 verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, *C.* Corium, *E.* Endothel, *Kap.* Kapillare, *P.* Pigment.

vagina. Abb. 14 stellt einen Querschnitt durch die Mundhöhlenschleimhaut von *B. boddaerti* dar. Das Epithel ist flach dreischichtig; die Zellen der mittleren Lagen sind polygonal, die der oberen platt und mit einem Stäbchensaum versehen. Die Hauptschicht des Coriums (*C.*) ist sehr breit, während unter dem Epithel der Kiemenhöhle nur eine dünne Lage von straffen Bindegewebsfasern vorhanden ist. Diese Unterschiede in der Ausbildung des Coriums finden sich übrigens bei allen untersuchten *Gobiiformes* vor. Die im subcutanen lockeren Bindegewebe verlaufenden Arterien und Venen durchbrechen das Corium. Ihre kapillaren Endverzweigungen (*Kap.*) bilden an der Außenfläche des Coriums ein dichtes Netzwerk, das von innen her in das Epithel eingesenkt und vom umgebenden Medium nur durch die äußerste Zellschicht getrennt ist, wobei der Kern der die Kapillare deckenden Epithelzelle sich meist nicht über, sondern neben der Kapillare befindet. Drüsenzellen sind in diesen Epi-

thelien nicht häufig, doch kommen regelmäßig Becherzellen und eingesenkte Eiweißdrüsen vor. Im Epithel der Kiemenhöhle von *B. boddaerti* finden sich außerdem acidophile Körnerdrüsen.

Das Epithel der Kiemenbogen weist gegenüber dem von *Gobius* keine Besonderheiten auf. Ebenso ist das Geruchsorgan von *B. viridis* und *B. boddaerti* in seinen Grundzügen ähnlich gebaut wie bei *Gobius*. Durch die dorsale Lage der Augen und die stärkere Ausbildung der Hautfalte über der Oberlippe bei *Boleophthalmus* sind die vordere und die hintere Nasenöffnung weiter auseinander gerückt. Letztere liegt dicht unterhalb des Auges, erstere auf einem kleinen Zipfel am unteren Rand der Hautfalte. Der olfactorische Teil stellt eine Röhre dar, die teils in ihrem ganzen Umfang, teils nur medial und ventral mit Sinnesepithel ausgekleidet ist; eine Sonderung in einzelne Geruchsknospen ist nicht eingetreten. Der nicht sensible Teil der Röhre trägt ein vierschichtiges Plattenepithel, das eingesenkte Eiweißdrüsen und bei einem Exemplar von *B. boddaerti* ausnahmsweise auch Körnerzellen enthält. Der Nasensack ist sehr geräumig und sowohl in seiner mediolateralen als auch in seiner dorsoventralen Ausdehnung bedeutend umfangreicher als der von *G. auratus*. Bei manchen Individuen ist seine Wand stark gefaltet, und die Säcke scheinen dann von geringerem Umfang zu sein als bei anderen Exemplaren, deren Nasensäcke aufgebläht sind. Als Norm aber kann für *B. viridis* und *B. boddaerti* das gelten, daß die Ethmoidalhöhlen beider Seiten sich in der Medianlinie sehr nahe kommen, ohne daß sich jedoch ihre Wände dichter aneinanderlegen, und daß die Intermaxillarhöhle weit nach ventral gegen das Dach der vorderen Mundhöhlenregion vorspringt. Das Epithel des Nasensackes ist sehr dünn und besteht aus stark abgeflachten Zellen in zwei bis drei Lagen. Schleimzellen und eingesenkte Eiweißdrüsen finden sich regelmäßig, Körnerdrüsen in den meisten Fällen zwischen die indifferenten Epithelzellen eingeschaltet. Eine sehr dünne Lage von straffen Bindegewebsfasern grenzt das Epithel ab gegen das darunterliegende lockere Bindegewebe; in diesem verlaufen außer der Arteria und Vena nasalis zerstreute Kapillaren, die jedoch keine nähere Beziehung zum Epithel erlangen.

h) *Periophthalmus*.

Rauther (1910) und Harms (1928) haben auf die große Bedeutung hingewiesen, die bei *Periophthalmus* der Hautatmung zukommt. — Eine vergleichende Untersuchung von *P. koelreuteri*, *argentilineatus*, *dipus*, *vulgaris*, *chrysospilos* und *schlosseri* ergab, daß allen eine starke Vas-

cularisation der Haut eigen ist und daß der Grundbauplan der Haut und die Ausdehnung der vascularisierten Epidermis relativ konstant ist.

Am stärksten durchblutet ist die Haut an der Ober- und Vorderseite des Kopfes und auf den Kiemendeckeln, etwas schwächer an Rumpf und Schwanz. Nicht vascularisiert ist dagegen die Epidermis der ventralen Fläche des Schwanzes und Rumpfes, die dem Boden aufliegt; hier sind nur vereinzelte Kapillaren im subepidermalen Bindegewebe vorhanden. Jedoch finden sich diese reichlicher unter der Epidermis der ventralen vorderen Kopfregion bis zum Unterkiefer, ja es kann hier die Epidermis echte Vascularisation zeigen. Der vordere Teil des Kopfes erhebt sich ja auch mehr oder weniger über die Unterlage und ist nicht so starker Reibung ausgesetzt. — Schuppen finden sich am ganzen Rumpf und Schwanz und dorsal am Kopf bis zu den Augen, sowie auf dem Operculum. Zwischen den Augen und dem Oberkiefer ist wohl die Epidermis

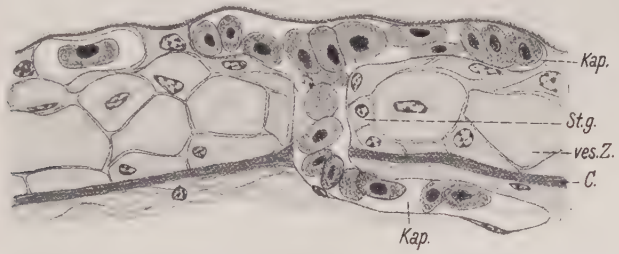


Abb. 15. Querschnitt durch die dorsale Rumpfhaut eines 0,98 cm langen *Periophthalmus vulgaris*. Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 2/3 verkleinert. *C.* Corium, *Kap.* Kapillare, *St.g.* Stratum germinativum, *ves.Z.* vesiculöse Zelle.

stark vascularisiert, aber Schuppen fehlen. Ebenso ist der Unterkiefer bis zum vorderen Ansatz der Membrana branchiostegi frei von Schuppen.

Der feinere Bau der Haut sei an zwei *Periophthalmus*-Arten erläutert, an *P. vulgaris* als Typ für eine kleinere Art und an der größten Art *P. schlosseri*.

Die Epidermis besteht bei *P. vulgaris* (Abb. 15) aus einer Basalschicht von kubischen oder mehr flachgedrückten Zellen (*St.g.*); darauf legen sich mehrere Lagen vesikulöser Zellen (*ves.Z.*) und nach außen zwei bis drei Deckschichten. Die Turgorzellen sind am ganzen Körper vorhanden; am Rumpf und an der Oberseite des Kopfes sind sie meist parallel zur Oberfläche flachgedrückt, während sie auf dem Operculum am typischsten ausgeprägt erscheinen. Die mit homogenem Plasma erfüllten Deckschichten setzen sich da, wo die Haut ventral ständig in Berührung mit der Unterlage ist, aus mehr kubischen Zellen zusammen, dorsal am Kopf und Rumpf sind sie mehr oder weniger abgeflacht.

Stets ist ein Stäbchensaum mit Schlußleisten vorhanden, der ventral besonders deutlich ist. Drüsenzellen sind in der Epidermis nicht häufig, aber immer nachweisbar: neben eingesenkten Eiweißdrüsen kommen vor allem Schleimzellen vor. Zwischen die Schuppentaschen senkt sich die Epidermis ebenso wie bei *Gobius* in einem feinen Keil ein, der zwischen zwei Schichten von Stratum germinativum eine dünne Lage von flachen Turgorzellen enthält. In den Schuppentaschen verlaufen stets zwei größere Gefäße, die sich unter der Epidermis aufspalten. Nun steigen die Kapillaren (Abb. 15, *Kap.*) senkrecht zur Oberfläche der Epidermis empor; sie durchbrechen jedoch nicht die Basalmembran und das Stratum germinativum (*St.g.*), sondern diese werden durch das aufsteigende Gefäß vorgewölbt und umschließen es in Form eines Cylindermantels. So gelangt die Kapillare bis in die Region der Epidermis, wo die vesiculösen Zellen (*ves.Z.*) von den Zellen der Deckschichten abgelöst werden. Es muß hervorgehoben werden, daß bis hierhin das Gefäß nicht eigentlich intraepithelial verläuft, sondern in einer Art fingerförmiger Vorstülpung des Coriums, die allerdings außer dem Gefäß keine weiteren bindegewebigen Elemente enthält, abgesehen von einer die Kapillare umhüllenden Membran, die jedoch nicht mit Sicherheit von der anliegenden Basalmembran zu unterscheiden ist. Distalwärts werden die Zellen des Stratum germinativum, die diese Einstülpung umgeben, immer flacher; ebenso platten sich die benachbarten vesiculösen Zellen parallel zur Richtung des aufsteigenden Gefäßes ab. Dieses verzweigt sich, wenn es an der Grenze zwischen Turgorzellen und Deckschichten angelangt ist, schirmförmig in mehrere Äste, die nunmehr parallel zur Oberfläche verlaufen (*Kap.*). Während bisher das Gefäß stets deutlich vom Stratum germinativum umhüllt war, ist dieses um die Seitenäste nicht mehr nachzuweisen; die abgeflachten Zellen des Stratum germinativum gleichen nämlich in dieser Höhe vollkommen den Zellen der Deckschichten. Daß die Kapillaren bis in ihre letzten Verzweigungen von der Basalschicht umhüllt sind, ist aber auch schon deshalb sehr unwahrscheinlich, weil die dicht unter der Oberfläche verlaufenden Kapillaren von dem Außenmedium nur durch eine sehr dünne, homogene Plasmalage, meist ohne Kerne, getrennt sind, die kontinuierlich in die daneben liegenden Deckzellen übergeht und als Teil dieser Zellen betrachtet werden muß. Nirgends konnte eine zweite Schicht zwischen Kapillaren und äußerem Medium festgestellt werden. Von der Verzweigungsstelle des aufsteigenden Gefäßes ab haben wir es also mit echten intraepithelialen Kapillaren zu tun, die ein weitverzweigtes Netzwerk bilden als Verbindung zwischen den Hautarterien und -venen.

Ganz entsprechende Verhältnisse wie bei *Periophthalmus vulgaris* finden sich in der Haut von *P. dipus*, *P. koelreuteri fuscatus*, *P. argentilineatus* und *P. chrysospilos*. Bei den größeren Arten ist die Epidermis meist dicker als bei den kleineren; die Wand der Gefäße, welche die Epidermis vorwölben und in ihre obersten Schichten eintreten, wird jedoch auch hier nur von einer feinen Bindegewebsmembran und vom Endothel gebildet. Nie tritt Pigment oder lockeres Bindegewebe mit den Gefäßen in die fingerförmige Papille ein.

Bei *P. schlosseri* wird durch die große Höhe der Epidermis auch eine Komplizierung der Blutversorgung nötig. Abb. 16 zeigt einen Querschnitt durch die Epidermis der medianen Kopfhaut hinter den Augen. Die Epidermis besteht aus einer Lage von kubischen Zellen des Stratum germinativum (*St.g.*), zahlreichen Schichten von vesikulösen Zellen (*ves.Z.*) und vier bis sechs flachen oder kubischen Deckschichten (*D*), zwischen die Schleimdrüsen (*Sch.dr.*) eingeschaltet sind. Vom subepidermalen Bindegewebe (*B.g.*) strecken sich fingerförmige Papillen gegen die Epidermis vor, die mit breiter Basis beginnen und nach oben zu sich verschmälern. Im unteren Teil der Papille enthält diese außer dem zu- oder abführenden Gefäß Bindegewebe (*B.g.*) mit Pigmentzellen, nach außen zu ist um das Gefäß (*G.*) nur wenig Bindegewebe erhalten; stets jedoch umhüllt ein Pigmentmantel (*P.*) das Gefäß, das eine Arteriole bzw. eine kleine Vene ist, denn an der Bildung der Wand nehmen außer dem Endothel und einer feinen Schicht von Bindegewebe Ringmuskelzellen (*R.M.*) teil. Im oberen Viertel der Epidermis, da, wo die polygonalen Turgorzellen (*ves.Z.*) sich abzuflachen beginnen, verzweigt sich das senkrecht verlaufende Gefäß in mehrere horizontale Äste, die bald ihre Muskelschicht verlieren, aber noch einen Pigmentmantel besitzen. Diese Zweige sind intraepithelial, da sie zwischen den Turgorzellen liegen und ihre Verbindung mit dem Corium aufgegeben haben. Sie steigen weiter gegen die Oberfläche auf, verlieren ihr Pigment und verästeln sich zwischen den äußersten Deckschichten (*D*). In der Aufsicht kann man feststellen, daß diese Endverzweigungen (*Kap.*) als ein dichtes Netzwerk die zu- und abführenden Gefäße verbinden. Da, wo die Kapillaren verlaufen, ist die äußere Kontur der Epidermis, wohl durch den Druck in den Gefäßen, etwas vorgebuchtet. Daß ein Gasaustausch zwischen umgebendem Medium und Blut an diesen Stellen sehr leicht vonstatten gehen kann, geht wohl aus Abb. 16 ohne weiteres hervor. — Am Rumpf ist die Epidermis nicht so hoch wie am Kopf: Außer dem Stratum germinativum und den Deckschichten sind nur drei bis vier Schichten langgestreckter und etwa zwei Schichten flacher Turgorzellen vorhanden.

Die Durchblutung der obersten Deckschichten ist prinzipiell dieselbe wie in Abb. 16, erreicht jedoch nicht dieses Ausmaß. An der Ventralfläche des Körpers und des Kopfes hat die Epidermis dagegen ungefähr dieselbe Höhe wie auf der Oberseite des Kopfes. An diesen der mechanischen

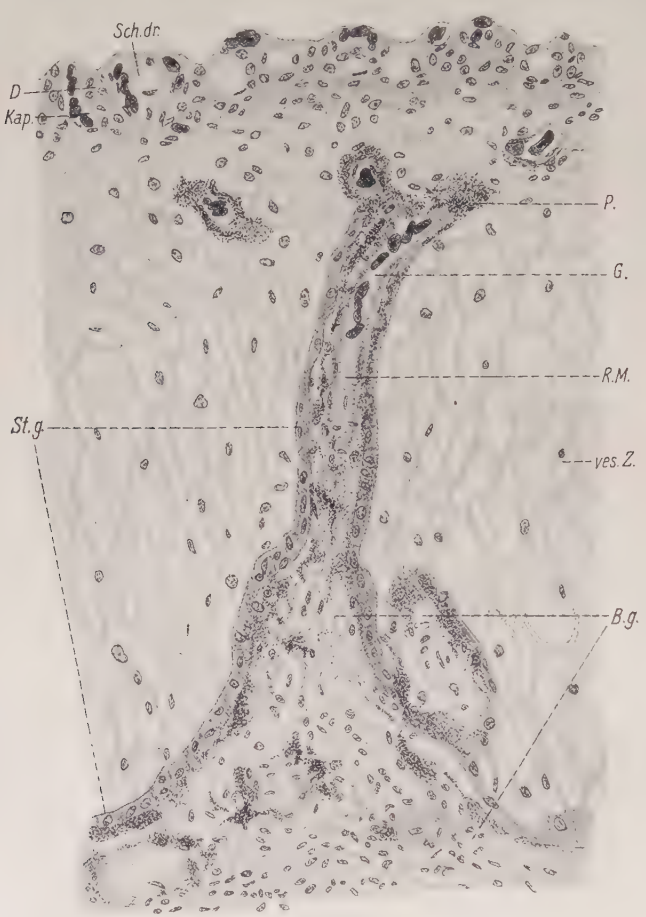


Abb. 16. Querschnitt durch die Epidermis von der medianen Kopfhaut eines *Periophthalmus schlosseri schlosseri*. Susa, Eisenhämatoxylin; LEITZ Obj. 7, Oc. 1, Tblg. 150, auf 4/5 verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, *D.* Deckschichten, *G.* Gefäß, *Kap.* Kapillare, *P.* Pigment, *R.M.* Ringmuskelzellen, *Sch.dr.* Schleimdrüse, *St g.* Stratum germinativum, *ves.Z.* vesiculöse Zelle.

Reibung stark ausgesetzten Flächen können die obersten Zellschichten stark abgeplattet und zum Teil abgeschilfert sein, was auf einen Verhornungsprozeß schließen läßt. Nach HARMS (1928) fiel die Cystinprobe an frischem Material positiv aus. An anderen Stellen der Ventralfläche dagegen ist histologisch eine Verhornung der obersten Lagen nicht nach-

weisbar, und diese unterscheiden sich nicht von den Deckschichten der dorsalen und seitlichen Haut. Stets sind sehr deutlich Schlußleisten und ein Stäbchensaum ausgeprägt. Die Blutversorgung der ventralen Rumpfhaut ist spärlich. Aus dem Corium steigen Gefäße in bindegewebigen, fingerförmigen Papillen, die das Stratum germinativum vorwölben, senkrecht nach oben. Zwischen die Epithelzellen selbst dringen keine Gefäße ein. An der Ventralfläche des Kopfes verzweigen sich die senkrecht aufsteigenden Gefäße wenig zwischen den obersten Lagen der vesikulösen Zellen.

Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle sowie der Kiemenbögen ist innerhalb der Gattung *Periophthalmus* verschieden weit differenziert. Die einzelnen Arten sollen daher gesondert behandelt werden.

Im Gegensatz zu den meisten *Periophthalmus*-Arten ist das Mundhöhlenepithel von *P. vulgaris* (Abb. 17) und *P. cantonensis cantonensis* nicht vascularisiert; es schließt sich in seiner Ausbildung an *Gobius* an, weist jedoch eine schwächere Blutversorgung auf als das von *G. caninus* oder *G. IV*. Innerhalb der Hauptschicht des Coriums (*C.*), meist von dem Stratum germinativum (*St.g.*) durch eine mehr oder weniger dicke Lage von Bindegewebsfasern getrennt, trifft man im Querschnitt vereinzelt eine angeschnittene Kapillare (*Kap.*). (Eine Ausnahme gegenüber den zahlreichen daraufhin untersuchten Rassen von *P. vulgaris*, die alle in bezug auf das Mundhöhlenepithel die beschriebenen Verhältnisse zeigen, macht nur die »Stammform«, die bei Batavia zusammen mit *P. chrysospilos* lebt. Hier ist eine deutliche Vascularisation zu beobachten, ungefähr im selben Ausmaße wie bei *Boleophthalmus*.)

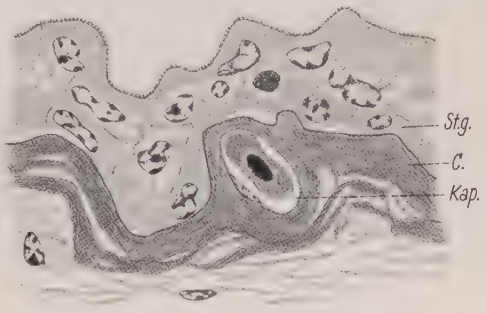


Abb. 17. Querschnitt durch das Mundhöhlenepithel von *Periophthalmus vulgaris*. Susa, Eisenhämatoxylin; Leitz Imm. 1/12, Zeiss Komp. Oc. 12, Tblg. 150, auf 2/3 verkleinert. *C.* Corium, *Kap.* Kapillare, *St.g.* Stratum germinativum.

Das die Kiemenhöhle auskleidende Epithel (Abb. 18) ist entgegen dem der Mundhöhle bei allen untersuchten *P. vulgaris*-Rassen sowie bei *P. cantonensis cantonensis* stärker mit Blutgefäßen versorgt und nach dem Typ von *B. boddaerti* gebaut. Stets ist es sehr flach, zwei- oder dreischichtig und enthält Schleimzellen (*Sch.dr.*) und eingesenkte Eiweißdrüsen (*e.E.dr.*). Die Kapillaren (*Kap.*) verlaufen unter der Deck-

schicht (*D.*) des Epithels und haben das Stratum germinativum (*St.g.*) verdrängt. — Die Kiemenbögen haben bei *P. vulgaris* und *cantonensis* im Gegensatz zur Wand der Kiemenhöhle kein vascularisiertes Epithel, auch findet sich kein Kapillarnetz innerhalb der straffen Coriumsschicht. Nur bei *P. vulgaris* »Stammform« ist ein solches dicht unter dem Stratum germinativum des dreischichtigen Epithels vorhanden.

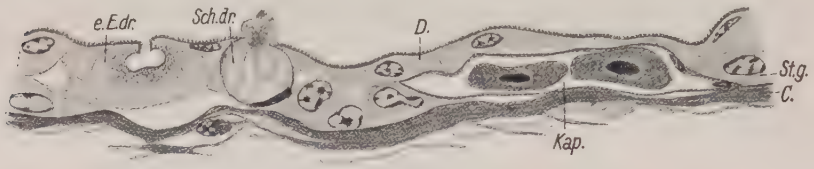


Abb. 18. Querschnitt durch das Epithel der Innenseite des Operculums von *Periophthalmus vulgaris*. Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, ZEISS Komp. Oc. 12, Tblg. 152, auf 2/3 verkleinert. *C.* Corium, *D.* Deckschicht, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *Kap.* Kapillare, *Sch.dr.* Schleimdrüse, *St.g.* Stratum germinativum.

Intensiver als bei den beiden obigen Arten ist die Blutversorgung der Mundhöhlenschleimhaut von *P. koelreuteri fuscatus* (Abb. 19). Das Epithel, das in seinem Bau mit dem von *P. vulgaris* übereinstimmt, ist allerdings nicht vascularisiert, da die Kapillaren (*Kap.*) innerhalb des Coriums (*C.*) verbleiben und die Basalschicht des Epithels (*St.g.*) nicht oder nur wenig nach außen drängen. Ein Fortschritt gegenüber *P. vulgaris*

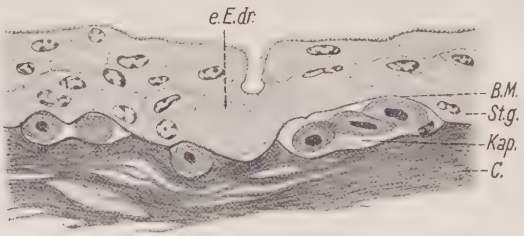


Abb. 19. Querschnitt durch das Mundhöhlenepithel von *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*. Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 2/3 verkleinert. *B.M.* Basalmembran, *C.* Corium, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *Kap.* Kapillare. *St.g.* Stratum germinativum.

ist jedoch insofern vorhanden, als die Gefäße nach außen zu direkt an die Basalmembran (*B.M.*) stoßen. — Das Epithel der Kiemenhöhle ist dagegen stark vascularisiert; teilweise stimmt das histologische Bild mit dem von *B. boddaerti* überein; die Durchblutung ist jedoch intensiver, und an vereinzelten Stellen konnten auch echte intraepitheliale Capillaren beobachtet werden.

P. argentilineatus und *P. dipus* stehen in bezug auf die betreffenden Epithelien auf der gleichen Entwicklungshöhe. Sowohl die Mund- als auch die Kiemenhöhle werden von einem niedrigen, zwei-

bis vierschichtigen Epithel ausgekleidet, das wie bei *Boleophthalmus* von unten her durch ein reiches Kapillarnetz ausgebuchtet wird. Die Zahl der Kapillaren ist jedoch im Vergleich zu *Boleophthalmus* viel größer. Gefäße innerhalb des Epithels konnten mit Sicherheit nicht festgestellt werden. Die Beziehungen zwischen Blut und Außenmedium sind aber trotzdem ebenso innige wie etwa in der Kiemenhöhle von *P. koelreuteri fuscatus*.

Abb. 20. Querschnitt durch das Kiemenhöhlenepithel von *Periophthalmus schlosseri argentiventralis*. Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, ZEISS Komp. Oc. 12, Tblg. 150, auf 2/3 verkleinert. *C.* Corium, *G.* Gefäß, *Kap.* Kapillare.

Die Kiemenbögen besitzen bei *P. koelreuteri fuscatus*, *P. argentilineatus* und *P. dipus* eine Schleimhaut, die mit der in Abb. 19 abgebildeten Mundhöhlenschleimhaut von *P. koelreuteri fuscatus* ziemlich übereinstimmt. Nie konnte eine so starke Durchblutung wie in der Wand der Kiemenhöhle beobachtet werden.

Bei *Periophthalmus chrysospilos* und *schlosseri* sind die akzessorischen Atmungsorgane am weitesten differenziert. Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle sowie der Kiemenbögen ist besonders bei *P. schlosseri* relativ hoch, und die Kapillaren müssen daher, um dicht unter der Oberfläche verlaufen zu können, sich in den obersten Epithelschichten verzweigen. Abb. 20, die einen Schnitt durch die Schleim-

haut der Kiemenhöhle eines *P. schlosseri argentiventralis* darstellt, zeigt dies sehr deutlich. Das aus dem lockeren Bindegewebe aufsteigende Gefäß (*G.*) durchbricht das straffe Corium (*C.*) und teilt sich in zwei parallele Äste, die das Epithel senkrecht durchsetzen und sich dann innerhalb der obersten Schichten horizontal verästeln. An der Basis des Epithels sind angeschnittene Gefäße weit seltener, während die obersten Deckschichten ganz von Kapillaren durchsetzt sind. Diese

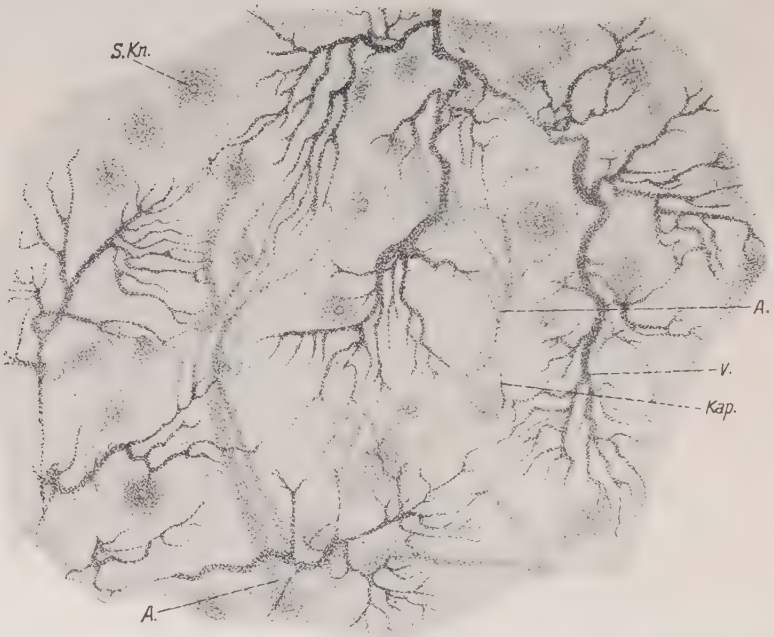


Abb. 21. Aufsicht auf die Wandung der Mundhöhle von *Periophthalmus chrysospilos*. Susa, Hämalaun; LEITZ Obj. 1, Oc. 1, Tblg. 152. *A.* Arterien, *Kap.* Kapillaren, *S.kn.* Sinnesknospen, *V.* Venen.

Tatsache deutet ebenfalls darauf hin, daß die letzten Endverzweigungen innerhalb des Epithels vor sich gehen. Auf Taf. 1, Abb. 3 sind dieselben Beziehungen zwischen Kapillaren und Epithel bei *P. chrysospilos* (Mundhöhlenschleimhaut) zu beobachten. Trotz der geringeren Höhe des Epithels liegt auch hier das eigentliche Kapillarnetz meist zwischen den Deckschichten (*D.*). — Daß es sich nicht um Gefäßdivertikel im Sinne JOSEPHS (1898) handelt, die das Epithel vorbuchten und nur auf Schrägschnitten als allseitig von den Epithelzellen umhüllt scheinen, geht aus Abb. 21 hervor, welche die herauspräparierte dorsale Mundhöhlenschleimhaut von *P. chrysospilos* in der Aufsicht wiedergibt.

Die dunkler erscheinenden, d. h. stärker mit Blutkörperchen gefüllten Gefäße stellen die Venen (*V.*) dar, die helleren die Arterien (*A.*). Die größeren Gefäße verästeln sich vielmals, und die letzten Endverzweigungen bilden ein Kapillarnetz (*Kap.*) zwischen den zu- und den abführenden Gefäßen. — Die genannten Epithelien sind reich an Drüsenzellen. Bei *P. chrysospilos* fehlen die Becherzellen, und in der Mundhöhlenschleimhaut finden sich zahlreiche, schwach eingesenkte Eiweißzellen (Taf. 1, Abb. 3, *e.E.dr.*); das Kiemenhöhlenepithel enthält außerdem sackförmige Körnerdrüsen, die aber nicht wie die ersteren der Basalmembran aufsitzen, sondern nur in den obersten Schichten vorkommen.

Abb. 22. Querschnitt durch das Kiemenhöhlenepithel von *Periophthalmus schlosseri argentiventralis*. Färbung und Vergrößerung wie Abb. 20. *C.* Corium, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *K.dr.* Körnerdrüse, *Sch.dr.* Schleimdrüse.

Im Mundhöhlenepithel von *P. schlosseri* wurden eingesenkte Eiweißdrüsen und Schleimzellen festgestellt, im Kiemenhöhlenepithel außerdem Körnerdrüsen (Abb. 22, *e.E.dr.*, *K.dr.* und *Sch.dr.*). Jedoch fehlen bei dieser Art die Drüsenzellen im eigentlichen vascularisierten Epithel und kommen nur in gewissen, nicht durchbluteten Schleimhautbezirken vor; hier sind sie aber sehr reichlich vertreten und oft dicht nebeneinander gelagert (Abb. 22).

Allen von mir untersuchten *Periophthalmus*-Arten ist im Vergleich zu *Gobius* und auch zu *Boleophthalmus* eine starke Vergrößerung des Nasensackes eigen. In cranio-caudaler Richtung kommt seine Ausdehnung der von *Gobius* ungefähr gleich; die mediolaterale und dorsoventrale Erstreckung jedoch ist größer. Die vordere untere Nasenöffnung sitzt auf einem zipfelförmigen Fortsatz der über der Oberlippe ge-

legenen Hautfalte, der nach Harms (1928) bei *P. vulgaris s. argentilineatus* zeitweise in die Mundhöhle hereingezogen werden kann, so daß eine Art innere Nasenöffnung zustande kommt. Die hintere obere Nasenöffnung dagegen ist nach dorsal gerückt und liegt direkt unter dem Auge. Zwischen beiden Öffnungen erstreckt sich der olfactorische Teil in Form einer Röhre, die medial mit Sinnesepithel ausgekleidet ist, das bei *P. vulgaris s. argentilineatus* eine Differenzierung in einzelne Sinnesknospen aufweist (Harms 1928). Für *P. koelreuteri fuscatus*, *dipus*, *argentilineatus*, *chrysospilos* und *schlosseri schlosseri* konnte ich dieses Verhalten des Sinnesepithels bestätigen. Der nicht sensible Teil des Rohres is t von einem niedrigeren, oft reich mit eingesenkten Eiweißzellen und Körnerdrüsen versehenen Epithel ausgekleidet, das dem des Nasensackes entspricht. Dieser ist sehr dünnhäutig und vielfach gefaltet und erstreckt sich in seinem ethmoidalen, mehr dorsal gelegenen Teil bis zur Medianlinie. Hier legen sich die Wände der Nasensäcke beider Seiten dicht aneinander, so daß eine dünne Membran gebildet wird, die sich aus den Epithelzellen mit der darunterliegenden dünnen Schicht von straffen Bindegewebsfasern und wenig lockerem Bindegewebe zusammensetzt. Der maxillare Teil des Nasensackes dehnt sich von der oberen Nasenöffnung nach lateral und ventral aus und ist meist vom Munddach nur durch eine dünne Lage von lockerem Bindegewebe getrennt. Die Wand des Nasensackes ist bei *P. vulgaris*, *koelreuteri fuscatus*, *argentilineatus* und *dipus* übereinstimmend gebaut. Als Beispiel sei *P. koelreuteri fuscatus* näher beschrieben: das Epithel ist sehr dünn und setzt sich nur aus zwei, höchstens drei Schichten flacher Zellen zusammen, deren oberste einen Stäbchensaum tragen. Auffallend ist der große Reichtum an einzelligen Drüsen, welche die ganze Dicke der Schleimhaut durchsetzen; unter ihnen überwiegen die serösen (Körner- und flach eingesenkte Eiweißzellen). Schleimdrüsen sind ebenfalls vorhanden, doch treten sie gegenüber ersteren mehr zurück. Dem Epithel liegt dicht eine dünne Schicht aus parallelen Bindegewebsfasern an, darunter folgt lockeres Bindegewebe. Dieses enthält spärliche Kapillaren, die jedoch nur selten dicht unter der straffen Lage verlaufen und keine nähere räumliche Beziehung zum Epithel erlangen.

Rauther (1910) konstatierte bei *P. koelreuteri*, daß im Nasensack »dicht unter dem Epithel verlaufende Kapillaren bis nahe unter die Oberfläche vordringen«. Ein solches Verhalten der subepithelialen Gefäße konnte ich bei *P. koelreuteri fuscatus* nicht feststellen. Doch ist es sehr wohl möglich, daß bei der großen Mannigfaltigkeit der Rassenkreise der Familie *Periophthalmus* und bei der Unsicherheit der systema-

tischen Einordnung besonders der bisher als »*koelreuteri*« beschriebenen Formen die von mir untersuchte *koelreuteri*-Form nicht mit der von Rauther untersuchten übereinstimmt.

Auch bei *P. schlosseri* zeigt die Wand des Nasensackes in bezug auf Durchblutung keine Besonderheiten. Das Epithel ist vier- bis fünfschichtig und ist besonders reich an Körnerdrüsen. Das den Nasensack versorgende Kapillarnetz liegt im lockeren Bindegewebe.

Dagegen finden sich bei *P. chrysospilos* an der Basis des drei- bis vierschichtigen Epithels, besonders im caudalen Teil des Nasensackes, Kapillaren, die, nur von einer Bindegewebsfaser umhüllt, die Basalschicht teilweise schwach vorbuchten. Es entsteht so ein Bild wie etwa in der Mundhöhlenschleimhaut von *P. koelreuteri fuscatus* (vgl. Abb. 19).

2. Morphologie der Mund- und Kiemenhöhle.

Die Ausdehnung des mit Kapillaren besonders stark versehenen Epithels der Mund- und Kiemenhöhle ist für die verschiedenen *Gobiiformes* nicht einheitlich. Bei *Gobius III*, *Gobius IV* und *Gobius V* ist die Verbreitung der Epithelbezirke, die an ihrer Basis ein Kapillarnetz haben, relativ gering; sie sind meist auf das Dach der Mundhöhle beschränkt, während bei *Gobius II* und *Gobius caninus* das Epithel der gesamten Mundhöhle an der Basis mit Kapillaren versehen ist, wobei im allgemeinen die Gefäßversorgung dorsal stärker ist als ventral und seitlich. Bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* dagegen bedeckt das vascularisierte Epithel nicht nur die ganze Mundhöhlenwand, sondern auch die Kiemenhöhle ist in ihrem weitaus größten Teil mit einem solchen Epithel ausgekleidet, ausgenommen einen kleinen, cranio-dorsalen Bezirk lateral von den dorsalen Ansatzstellen der Kiemenbögen.

Vascularisiertes Epithel findet sich in der Mund-Rachenhöhle von *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* dorsal, ventral und seitlich bis zum vorderen Rand der oberen und unteren Schlundknochen. Nur im caudalen Bereich ist ein schmaler Medianstreifen sowohl dorsal als auch ventral mit etwas höherem, nicht vascularisiertem Epithel bedeckt. Die Verteilung des vascularisierten Epithels in der Kiemenhöhle ist bei *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* ebenfalls übereinstimmend. Auf seiner ganzen Innenfläche ist das Operculum mit vascularisiertem Epithel bedeckt, das, wie schon Rauther (1910) bei *Periophthalmus koelreuteri* beobachtete, durch zahlreiche Längsfalten eine beträchtliche Oberflächenvergrößerung erfährt. Diese Falten setzen sich auf die ventrale Innenfläche der Kiemenhöhle fort, sind aber nur dann vorhanden, wenn

der Kiemendeckel angezogen ist und die Branchiostegalmembran parallel zur Sagittalebene liegt. Wird die Kiemenhöhle aufgebläht, wobei sich die Membrana branchiostegi quer zur Längserstreckung des Tieres einstellt, dann glätten sich die Längsfalten vollkommen. Das Epithel der medialen Wand der Kiemenhöhle ist ebenfalls vascularisiert, wenngleich die Durchblutung hier im allgemeinen nicht so stark ist wie an der Innenfläche des Operculums. Im vorderen dorsalen Abschnitt der Kiemenhöhle, in der Region, wo die Pseudobranchie liegt, kann das Epithel nicht mehr als vascularisiert angesprochen werden. Es ist wohl sehr dünn, aber die Kapillaren beschränken sich auf das lockere Bindegewebe.

Bei *Periophthalmus* zeigt gerade diese Region eine besondere morphologische Eigentümlichkeit, die auch Rauther (1910) bei *Periophthalmus koelreuteri* beobachtete. Er schreibt S. 532: »Betrachtet man nach Entfernung des Unterkiefers und der ventralen Hälfte des Kiemenkorbes das Dach der Mund- und Rachenhöhle, so fällt sogleich auf, daß kurz vor dem ersten Kiemenbogen die Rachenhöhle rechts und links von der Schädelbasis sich plötzlich dorsalwärts ausweitet.« Dieser »flache dorsale Nebenraum der Rachenhöhle« ist bei den S. 5 und 6 genannten *Periophthalmus*-Arten in breiter Verbindung mit dem vorderen Teil der Kiemenhöhle und kann als zu dieser gehörig angesehen werden. Die Verbindung mit der Mund-Rachenhöhle geschieht durch die erste Kiemenspalte zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen. Dieser ist jedoch nicht auf seiner ganzen Länge frei, sondern nur in seinem dorsalen Teil. Hier verläuft der erste Kiemenbogen wie die drei folgenden schräg nach hinten; der mittlere Teil des Bogens aber steht fast senkrecht zur Längsachse des Tieres (siehe auch Rauther 1910), während in einem kurzen ventralen Stück der erste Kiemenbogen wiederum parallel mit den folgenden zieht. Ventral und im mittleren Teil ist die cranialwärts gerichtete Kante des ersten Kiemenbogens durch eine Hautfalte mit der Rachenwand verwachsen, so daß die erste Kiemenspalte auf einen relativ kurzen, dorsal gelegenen Schlitz reduziert ist. Diese Falte ist auf ihrer der Kiemenhöhle zugekehrten Fläche mit vascularisiertem Epithel bedeckt; die zur Mund-Rachenhöhle gewendete Seite trägt dagegen eine nicht vascularisierte Schleimhaut. In der Wand des dorsalen flachen Nebenraumes der Rachenhöhle konnten keine näheren Beziehungen der Kapillaren zum Epithel festgestellt werden, ebensowenig wie im übrigen vorderen Teil der Kiemenhöhle. So dürfte wohl weniger diese dorsale Ausweitung als vielmehr die den ersten Kiemenbogen mit der Rachenwand verbindende Falte zur Vergrößerung der

respiratorischen Oberfläche dienen. Durch diese Falte wird die dorsale vordere Region der Kiemenhöhle schärfer gegen die Rachenhöhle abgegrenzt; es ist möglich, daß dieser Raum zum Festhalten von Wasser dient, um Kiemen und Kiemenhöhlenepithel feucht zu erhalten. Im Gegensatz zu *Periophthalmus* ist bei *Boleophthalmus* und *Gobius* weder eine dorsale Ausweitung der Rachenhöhle noch eine den ersten Kiemenbogen mit der lateralen Rachenwand verbindende Membran vorhanden. Der erste Kiemenbogen ist ebenso wie die übrigen Kiemenbögen zwischen seinem dorsalen und ventralen Ansatzpunkt frei.

Rauther (1910) beschreibt bei *Periophthalmus koelreuteri* »eine auffallend gekrümmte, in den Rachenraum einspringende Falte der die Innenfläche des Hyomandibulare bekleidenden Schleimhaut«; diese Falte beobachtete ich bei allen mir zur Verfügung stehenden *Periophthalmus*-Arten in derselben Form und Ausdehnung. Sie ist von einem mehrschichtigen Epithel bedeckt und trägt an der Spitze Sinnesknospen, die denen auf den Siebfortsätzen entsprechen. Bei *Boleophthalmus* ist ebenfalls eine in die Rachenhöhle vorspringende Falte der Schleimhaut über dem Hyomandibulare zu beobachten, jedoch im Vergleich zu *Periophthalmus* in geringerem Ausmaß. *Gobius* besitzt an der entsprechenden Stelle über dem Hyomandibulare einen kurzen, rundlichen Vorsprung in das Lumen der Rachenhöhle, der wie die Falte von *Periophthalmus* und *Boleophthalmus* Sinnesknospen trägt. Es ist denkbar, daß die bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Boleophthalmus* und besonders zu *Gobius* vergrößerte Falte ebenfalls zum besseren Abschluß der dorsalen Nebenhöhle dienen könnte.

Ventral setzt sich die Kiemenhöhle ziemlich weit nach vorn unter die Wand des Rachen- und Mundhöhlenbodens fort. Harms (1928) beschreibt diese Verlängerung der Kiemenhöhlen bei *Periophthalmus vulgaris s. argentilineatus* als zwei ventral von den ersten Kiemenbögen gelegene, nach vorn zu blind endigende Hohlräume mit Fältelung und sieht sie als respiratorische Säcke an. Diese Region der Kiemenhöhle ist bei allen von mir untersuchten *Periophthalmus*-Arten mit vascularisiertem Epithel ausgekleidet. Sie ist bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Gobius auratus* weiter nach vorn ausgedehnt. Einige Zahlen mögen dies erläutern (Tabelle 2). Die Länge a der sackförmigen Verlängerung der Kiemenhöhle wurde gemessen von ihrem vorderen blinden Ende bis zum Ansatzpunkt des ersten Kiemenbogens an die ventrale Rachenwand. Das Verhältnis dieser Länge zum Abstand b des Unterkiefers vom ventralen Ansatzpunkt des ersten Kiemenbogens ist bei *Periophthalmus chrysospilos*, *dipus* und *vulgaris* größer als die entspre-

chende Verhältniszahl bei *Gobius auratus*. Es dürfte dies zum Teil auf den gedrungeneren Kopfbau von *Periophthalmus* zurückzuführen sein (vgl. die Zahlen der vorletzten Kolonne in Zeile 1 und 9, 2 und 14), wodurch der Nenner des Quotienten bei *Periophthalmus* etwas kleiner wird als bei ungefähr gleich großen *Gobius auratus*-Individuen. Aber die Differenzen zwischen *Periophthalmus* und *Gobius* in dem Verhältnis a : b dürften doch nicht bloß auf diese geringen Unterschiede zurückzuführen sein, sondern vor allem darauf, daß die ventrale Verlängerung der Kiemenhöhle nach vorn bei *Periophthalmus* ausgedehnter ist als bei *Gobius*.

Tabelle 2.

	Art	Körperlänge in cm	a = Länge der ventralen Verlängerung der Kiemenhöhle in cm	b = Abstand zwischen Unterkiefer u. ventral. Ansatzpunkt des 1. Kiemenbogens in cm	a : b
1.	*Gobius auratus*	7,5	0,15	0,9	0,17
2.	» »	6,3	0,1	0,65	0,15
3.	» »	5,7	0,1	0,87	0,11
4.	» »	5,6	0,1	0,6	0,17
5.	*Periophthalmus dipus* . . .	8,7	0,2	0,95	0,21
6.	» *chrysospilos*	8,1	0,2	0,7	0,29
7.	» »	8,0	0,25	0,75	0,33
8.	» »	7,8	0,3	0,8	0,38
9.	» »	7,7	0,25	0,7	0,36
10.	» »	8,3	0,3	0,7	0,43
11.	» »	8,9	0,25	0,8	0,31
12.	» »	8,6	0,25	0,75	0,33
13.	» »	8,7	0,3	0,8	0,38
14.	» *vulgaris* . .	6,7	0,2	0,6	0,33

3. Der Verschluß der Mund- und Kiemenhöhle.

Die Mundhöhle wird bei den Knochenfischen durch die oberen und unteren Mundsegel, die Kiemenhöhle durch die Branchiostegalmembran verschlossen. Bei den im Wasser lebenden Teleosteern wirken die Mundsegel als Rückstauklappen; sie legen sich bei der Exspiration eng aneinander und entfernen sich bei der Inspiration. Die Membrana branchiostegi dagegen liegt während der Inspiration dem Körper dicht an, während sie bei der Exspiration zurückgezogen wird. Bei *Gobius* ist dieser Atemmechanismus ganz typisch ausgebildet, und der Bau der Atemklappen bietes nichts Bemerkenswertes. Die Maxillar- und Mandibular-

klappen (Abb. 23, *Max.K.* und *Mand.K.*) sind wohl ausgebildet und ungefähr von derselben Größe (Abb. 23). Hinter den Atemklappen zieht die Schleimhaut der Mundhöhle glatt über die darunterliegenden Gewebe hinweg. Vergleicht man mit diesem Bild einen Medianschnitt durch die vordere Kopfregion eines *Boleophthalmus boddaerti* (Abb. 24), so fällt die Verkürzung der Maxillar- und Mandibularklappen (*Max.K.* und *Mand.K.*) auf. Hinter der Maxillarklappe weitet sich die Mundhöhle dorsal aus; diese Vertiefung, welche die Form einer parallel zum Oberkiefer verlaufenden Rinne hat, besitzt ein schwach gefälteltes Epithel (*F.d.*) und wird nach hinten durch einen Wulst (*W.*) begrenzt. Von hier ab nach caudal ist das die Mundhöhle auskleidende Epithel vascularisiert. Ventral zeigt das Mundhöhlenepithel in der Vertiefung zwischen Mandibularklappe (*Mand.K.*) und Zungenwulst (*Z.*) zwei nach vorn gerichtete kleine Falten (*F.v.*). — Bei *Boleophthalmus viridis* ist ebenfalls eine dorsale Ausweitung hinter der Maxillarklappe vorhanden, die kleine Falten enthält. Dagegen sind ventral keine akzessorischen Falten vorhanden.

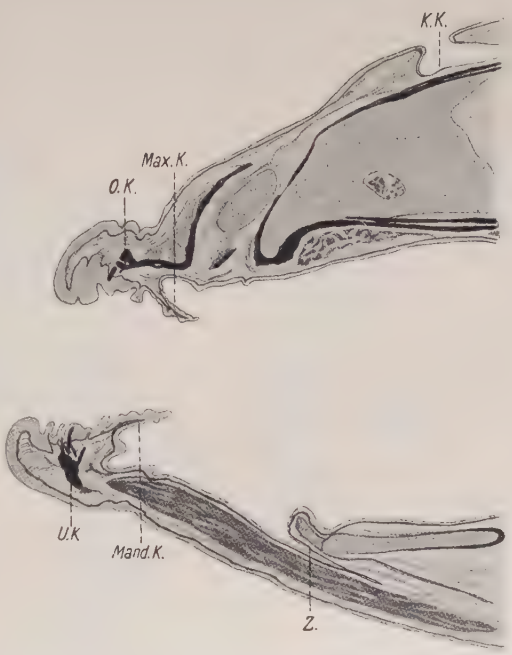


Abb. 23. Medianschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes von *Gobius panizzae*. Susa, Azan; LEITZ Obj. 1, Oc. 2, Tblg. 152, auf $^4/_5$ verkleinert. *K.K.* Kopfkanal, *Mand.K.* Mandibularklappe, *Max.K.* Maxillarklappe, *O.K.* Oberkiefer, *U.K.* Unterkiefer, *Z.* Zunge.

Bei *Periophthalmus chrysospilos* (Abb. 25) sind die dorsalen und ventralen Mundsegel (*Max.K.* und *Mand.K.*) ebenfalls sehr klein, die dahinter liegenden Falten (*F.d.* und *F.v.*) aber stärker ausgeprägt als bei *Boleophthalmus*. Die dorsale Ausweitung der Mundhöhle ist durch eine Falte (*F.d.*) in zwei Rinnen geteilt, die parallel zum Oberkiefer verlaufen; weiter hinten findet sich eine kleine, caudalwärts gerichtete Falte. Ventral ist das Epithel der Mundhöhle hinter der Mandibularklappe in mehrere kleine Falten (*F.v.*) gelegt, die zwischen sich Rinnen einschließen.

Während die Form der Maxillar- und Mandibularklappen (*Max.K.* und *Mand.K.*) konstant ist, wechselt die Zahl und Gestalt der Falten bei den verschiedenen *Periophthalmus*-Arten und auch innerhalb einer Species. Doch sind bei allen Periophthalmen, unabhängig von der Größe des Individuums, solche akzessorischen Mundhöhlenfalten zu beobachten. Betrachtet man den Unter- oder Oberkiefer von der Mundhöhlenseite her im Totalpräparat, so sind die Falten hinter den schmalen Atemklappen

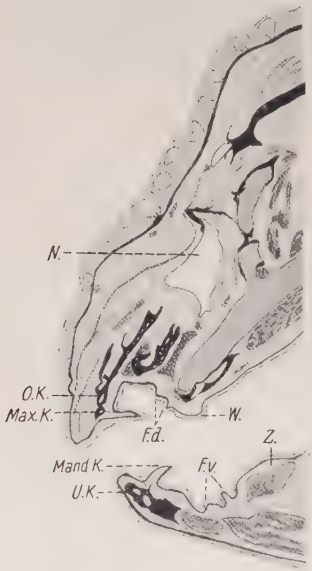


Abb. 24.

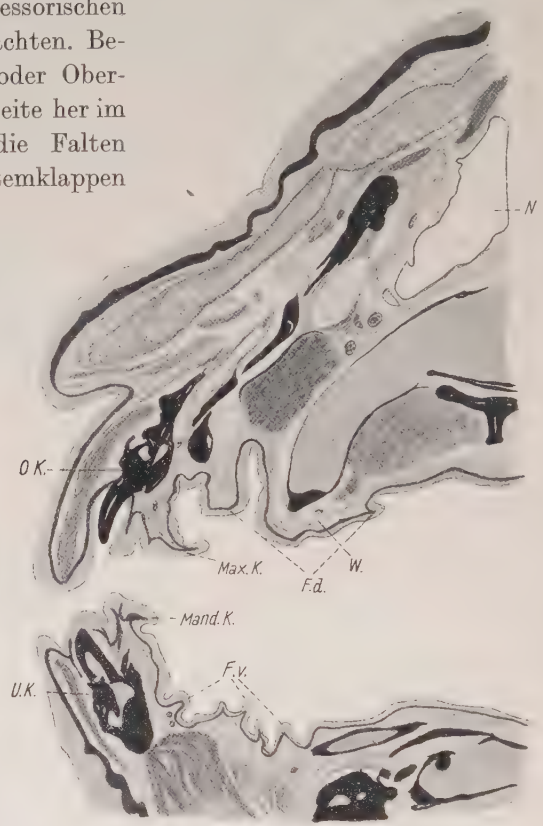


Abb. 25.

Abb. 24. Medianschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes von *Boleophthalmus boddaerti*. Färbung und Vergrößerung wie Abb. 23. *F.d.* dorsale Falten, *F.v.* ventrale Falten, *Mand.K.* Mandibularklappe, *Max.K.* Maxillarklappe, *N.* Nasensack, *O.K.* Oberkiefer, *U.K.* Unterkiefer, *W.* Wulst, *Z.* Zungenwulst.

Abb. 25. Medianschnitt durch den vorderen Teil des Kopfes von *Periophthalmus chrysospilos*. Erklärung wie Abb. 24.

und die dazwischen liegenden Rinnen sehr deutlich sichtbar; sie verlaufen parallel den Kieferrändern und verstreichen an den Seiten allmählich. Auf Querschnitten durch den Kopf sind die Rinnen oft nicht in Verbindung mit der Mundhöhle getroffen. Gehen die Schnitte nicht genau quer zur Längsachse des Körpers, sondern mehr parallel der Vorderfläche des Kopfes, dann sind häufig zwei aufeinander folgende

Rinnen als übereinander liegend angeschnitten und erscheinen beim Verfolgen der Schnittserie als Blindsäcke (Harms 1928, S. 299—302). Seitlich in der Region der Mundwinkel können die Falten in sich wieder gefaltet sein, und dann entsteht auf dem Querschnitt ein Bild, als verzweigten sich die »Blindsäcke«. — Der von Harms (1928) beschriebene seitliche Blindsack kommt durch eine von den Mundwinkeln ausgehende, nach hinten allmählich verstreichende Längsfalte zustande.

Harms (1928) vermutet, daß die »Blindsäcke« bei *Periophthalmus vulgaris s. argentilineatus* zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche dienen. Das Epithel, das die Falten und Rinnen bedeckt, ist bei *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* im Vergleich zu dem der übrigen Mundhöhle meist höher und schwächer mit Blutgefäßen versorgt. Daher dürfte die funktionelle Bedeutung der Falten- und Rinnenbildung erst in zweiter Linie in einer Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche zu sehen sein. Es wäre eher denkbar, daß zwischen den Falten Wasser kapillar festgehalten werden könnte. Ferner ist es möglich, daß bei geschlossener Mundspalte der hinter der dorsalen Einbuchtung gelegene Vorsprung (Abb. 24 und 25) sich in die Höhlung des Unterkiefers legt und zusammen mit den leicht verschiebbaren Falten einen dichteren Verschluß der Mundhöhle bewerkstelligt.

Ganz ähnliche akzessorische Falten im vorderen Teil der Mundhöhle beschreibt Pape (1914) bei *Saccobranchus fossilis* Bl. Es findet sich hier zwischen Dentale und Zunge eine Vertiefung mit konzentrischen, gegen die Mundhöhle vorspringenden Falten. Möglicherweise dienen auch bei dieser Art, die als akzessorisches Atmungsorgan eine nach hinten gerichtete Aussackung der Kiemenhöhle besitzt, die Falten zum besseren Verschluß der Mund-Rachenhöhle.

Die Branchiostegalmembran zeigt bei den Schlamm- und Landgobiiden keine prinzipiellen Abweichungen gegenüber *Gobius*. Sie wird längs durchzogen von dem quergestreiften Musculus hyohyoideus superior (Dietz 1914). Bei denjenigen Formen, die Kiemenhöhlenatmung haben, ist die nach innen gekehrte Fläche der Membran mit vascularisiertem Epithel bedeckt. Der freie Teil der Membran ist bei *Amblyopus brachygaster*, *Trypauchen vagina*, *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* verkürzt, da die Opercularspalte sehr eng ist. Tabelle 3 gibt einige Zahlen für deren Größe und für das Verhältnis Opercularspalte : Körperlänge bei verschiedenen *Gobiiformes* an. Dieser Quotient schwankt bei *Gobius* zwischen 1 : 6,5 und 1 : 9,7, bei *Periophthalmus* zwischen 1 : 12,7 und 1 : 17,0, wobei die mittleren Werte überwiegen. *Boleophthalmus boddaerti* steht mit einem Verhältnis von 1 : 10,2 bis 1 : 12,6 zwischen *Gobius* und *Periophthalmus*, während *Boleophthalmus*

Tabelle 3.

	Art	Körperlänge in cm	Operculärspalte einer Seite in cm	Länge der Operculärspalte: Körperlänge
1.	*Gobius panizzae*	4,1	0,5	1 : 8,2
2.	» *auratus*	6,3	0,7	1 : 9
3.	» »	7,5	0,9	1 : 8,3
4.	» *jozo*	8	0,9	1 : 8,9
5.	» »	9,7	1,0	1 : 9,7
6.	» *caninus*	10	1,2	1 : 8,3
7.	» »	7	1,0	1 : 7
8.	» *IX*	2,05	0,25	1 : 8,2
9.	» *xanthozoma*	1,95	0,3	1 : 6,5
10.	» *III*	1,4	0,2	1 : 7
11.	» *IV*	2,55	0,38	1 : 6,7
12.	*Apocryptes lanceolatus* . .	12,7	0,9	1 : 14,1
13.	*Trypauchen vagina*	14,9	1,15	1 : 13
14.	*Amblyopus brachygaster* . .	4,8	0,3	1 : 16
15.	» » . .	22	0,9	1 : 24,4
16.	*Boleophthalmus viridis* . .	6,8	0,3	1 : 22,7
17.	» » . . .	8,8	0,35	1 : 25,1
18.	» *boddaerti* .	6,1	0,6	1 : 10,2
19.	» » .	12,6	1	1 : 12,6
20.	*Periophthalmus vulgaris* . .	6,7	0,4	1 : 16,8
21.	» » . .	8,4	0,5	1 : 16,8
22.	» » . .	2,95	0,2	1 : 14,8
23.	» » . .	4,7	0,3	1 : 15,7
24.	*Periophthalmus koelreuteri fuscatus*	5,6	0,4	1 : 14
25.	*Periophthalmus koelreuteri fuscatus*	10,1	0,65	1 : 15,5
26.	*Periophthalmus argentilineatus*	6,8	0,4	1 : 17,0
27.	*Periophthalmus argentilineatus*	6,6	0,4	1 : 16,5
28.	*Periophthalmus cantonensis cantonensis*	4,7	0,35	1 : 13,4
29.	*Periophthalmus dipus* . . .	9,8	0,65	1 : 15,1
30.	» » . . .	9,2	0,55	1 : 16,7
31.	» *chrysospilos*	8,9	0,7	1 : 12,7
32.	» »	8,3	0,6	1 : 13,8
33.	» »	7,7	0,6	1 : 12,8
34.	*Periophthalmus schlosseri schlosseri*	3,3	0,2	1 : 16,5

viridis eine extrem verkleinerte Opercularspalte besitzt; dieser Art kommt ja auch in besonderem Maße die Fähigkeit zu, die Kiemensäcke aufzublähen. Ähnlich verhält es sich mit einem geschlechtsreifen *Amblyopus brachygaster*, während bei einem jungen Tier die Kiemendeckelspalte im Verhältnis zur Körperlänge noch einen größeren Wert ergibt.

Der besonders gute Verschluß der Mund- und der Kiemenhöhle bei den Landformen kann nicht damit in Zusammenhang gebracht werden, daß größere Mengen von Wasser in diesen Hohlräumen mitgeführt werden, wie es manche Autoren (Cuvier und Valenciennes 1837 und Haempel 1913) annehmen. Es wird vielmehr Luft aufgenommen, und zwar so, daß die Tiere »durch den Verschluß des Kiemensackes mit der Branchiostegalmembran und Erweiterung der Kiemenhöhle Luft durch den Mund einziehen lassen. Sie schließen dann den Mund und lassen die Luft geraume Zeit in der Mund-Rachenhöhle und dem Kiemensack. Normalerweise wird die Luft wieder durch Kompression aus dem Mund ausgestoßen, nur unter Wasser lassen sie sie aus den Kiemenspalten austreten« (Harms 1928, S. 303). Durch diese eigenartige Atemmechanik herrscht in der Mund- und besonders in der aufgeblähten Kiemenhöhle zwischen Inspiration und Exspiration ein Überdruck, und die Verschlußeinrichtungen dieser Hohlräume müssen besonders abgewandelt werden, um diesem Druck standzuhalten.

4. Auswertung der histologischen Befunde.

Die Frage, ob und inwieweit bei den verschiedenen *Gobiiformes* die oben behandelten Organe respiratorisch wirksam sind, könnte mit Sicherheit nur das Experiment entscheiden. Aber die histologischen Befunde gestatten doch, wenn auch in beschränktem Maße, eine physiologische Deutung.

Durch die Vascularisation eines Epithels ist die das Blut vom Außenmedium trennende Gewebslage so dünn, daß eine respiratorische Bedeutung eines solchen Epithels nicht zweifelhaft ist[1]. Wo aber, wie z. B. in der Mundhöhlenschleimhaut von *Gobius caninus* und *Perioph-*

[1] Es ist dabei allerdings zu bedenken, daß auch in anderen Organen, wo eine solche Funktion gar nicht in Frage kommt, vascularisierte Epithelien ausgebildet sein können, so z. B. im Kropf der Taube (Arcangeli 1928), in der Nasenschleimhaut (Catania 1928) und im Oesophagus des Menschen (Bozza 1928), im Tränennasengang des Maulwurfs (Patzelt 1928), im Jakobsonschen Organ der Ratte und des Meerschweinchens (Kolmer 1928), im Epithel der Fossa navicularis des Menschen (Hintzsche 1930). (Die Literatur bis 1927 siehe bei Schaffer 1927). Die physiologische Bedeutung der endocpithelialen Gefäße sieht Schaffer zumeist in einer besseren Ernährung des Epithels.

thalmus koelreuteri fuscatus (Abb. 19) oder in der Haut vom *Amblyopus brachygaster* (Abb. 10) die Gefäße nur an der Basis des Epithels verlaufen, kann eine solche Funktion nicht ohne weiteres angenommen werden. Ritter (1893), der für *Typhlogobius californiensis* wohl ein reiches Kapillarnetz im subepithelialen Bindegewebe, aber keine Vaskularisation der Epidermis feststellen konnte, nimmt dennoch eine respiratorische Funktion der Haut an, und zwar mit der Begründung, daß auch die Epidermis des Frosches dem Gasdurchtritt wohl keinen geringeren Widerstand entgegensetzen dürfte. Tatsächlich ist die Froschhaut für respiratorische Funktion nicht günstiger gebaut als etwa die Haut von *Amblyopus brachygaster*. Da für den Frosch aber experimentell eine nicht unbeträchtliche Hautatmung sichergestellt ist, so sind wir auf Grund dieser Analogie auch berechtigt, die oben genannten Epithelien als akzessorische Atmungsorgane zu betrachten.

Noch einige Worte zur respiratorischen Bedeutung des Nasensackes. Nach den histologischen Befunden erscheint es sehr fraglich, ob der Nasensack als akzessorisches Atmungsorgan anzusprechen ist; es käme dies wohl nur für *P. chrysospilos* in Frage, aber auch bei dieser Art ist die Blutversorgung sehr spärlich. Die Vergrößerung des Nasensackes im Vergleich mit *Gobius* dürfte ihre funktionelle Bedeutung vielleicht darin haben, daß dadurch eine größere Menge von Secret zur Feuchterhaltung des sensorischen Teils erzeugt werden kann.

IV. Die Blutversorgung der accessorischen Atmungsorgane.

Über die Beziehungen der vascularisierten Epithelien zum Blutkreislauf existiert bei den *Gobiiformes* nur für *Periophthalmus koelreuteri* eine kurze Angabe Rauthers (1910). Er schreibt S. 537: »Die Blutversorgung der genannten verschiedenenartigen und sehr ausgedehnten respirierenden Epithelbezirke ist ohne Injektionen schwer festzustellen. Als sicher darf wohl gelten, daß sie alle ihr Blut durch die Jugularvenen zum Herzen senden; sie empfangen es wahrscheinlich aus der Aorta bzw. den Carotiden. Die Gefäße der Kiemenbogen bieten keine wesentlichen Abweichungen vom normalen Befund; alle abführenden Kiemengefäße beteiligen sich an der Bildung der Aorta; das abführende Gefäß des ersten Bogens gibt einige kleine Zweige an die Rachenwand ab.« Diese Beobachtungen Rauthers kann ich im wesentlichen bestätigen.

Die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane wurde bei *Boleophthalmus boddaerti*, *B. viridis*, bei *Periophthalmus vulgaris*, *schlosseri schlosseri*, *chrysospilos* und *koelreuteri fuscatus* verfolgt. Dazu

wurden die Hauptgefäße des Kopfes nach Querschnittserien graphisch rekonstruiert und auf eine beliebig angenommene Frontalebene projiziert; die Abb. 26—35 sind in der Ventralansicht nach solchen Rekonstruktionen gezeichnet und etwas schematisch gehalten (die plastische Darstellung der Gefäße wurde der besseren Übersichtlichkeit halber gewählt). Berücksichtigt sind außer den Hauptgefäßen des Kopfes besonders die von und zu den respirierenden Epithelbezirken führenden Äste; dagegen wurden vielfach Gefäße zur Muskulatur, zum Gehirn usw. nicht in ihrer gesamten Erstreckung und Verzweigung gezeichnet, sondern nur angedeutet.

1. *Gobius panizzae.*

Ehe auf die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane eingegangen wird, soll der Gefäßverlauf im Kopf eines *G. panizzae* beschrieben werden.

Der Bulbus arteriosus (Abb. 26, *B.*) setzt sich nach cranial fort in den Truncus arteriosus (*Tr.*), von dem die vier zuführenden Kiemenarterien (Arteriae afferentes branchiales I—IV, *A.aff.br. I—IV*) abgehen. Die vierten Kiemenarterien (*A.aff.br. IV*) entspringen dorsal vom Truncus, während die ersten, zweiten und dritten (*A.aff.br. I, II, III*) seitlich abgehen. Sie verlaufen am konvexen Rand der Kiemenbögen und geben an jedes Kiemenblatt eine Arteria laminae branchialis ab, die am inneren Rand bis zur Spitze des Blattes hinzieht. Aus den respiratorischen Lamellen sammeln die Kiemenblattvenen das Blut; sie verlaufen am äußeren Rand der Kiemenblätter und ergießen sich in die Arteriae efferentes branchiales I—IV (*A.eff.br. I—IV*), auch »Kiemenvenen« genannt, welche die Kiemenbögen zwischen den A. afferentes branchiales und dem Kiemenbogenknochen durchziehen (vgl. auch Abb. 1 und 2, *A.aff.br. II*, *A.eff.br. II* und *K.K*). Die Arteriae efferentes branchiales I—IV (*A.eff.br. I—IV*) münden dorsal jederseits in die Aortenwurzeln (Abb. 26, *A.w.*), welche sich ihrerseits zur Aorta (Abb. 26, *Ao.*) vereinigen. Vom ventralen Beginn der zweiten Kiemenvene (*A.eff.br. II*) geht auf jeder Seite ein Gefäß nach ventral ab; diese beiden vereinigen sich in der Mediane und bilden die Arteria hypobranchialis (*A.hyp.br.*), die ventral vom Truncus und vom Herzen nach hinten zieht. Von der Vereinigungsstelle geht nach vorn ein kleiner Ast zur Muskulatur ab. Die A. hypobranchialis (*A.hyp.br.*) selbst gibt in ihrem Verlauf zahlreiche Seitenzweige zur Brustmuskulatur ab und versorgt die Bauchflossen, weshalb sie auch als A. iliaca bezeichnet wird. Vom ventralen Anfangspunkt der ersten Kiemenvene (*A.eff.br. I*) entspringt die Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*), die zunächst parallel mit der

ersten Kiemenvene schräg nach hinten verläuft, dann nach dorsal umbiegt und unter der seitlichen Rachenwand hinzieht. Dicht hinter ihrer Abzweigungsstelle von der A. efferens branchialis I gibt sie ein kleines Gefäß nach vorn ab, das die Muskulatur ventral von der unteren Rachen-

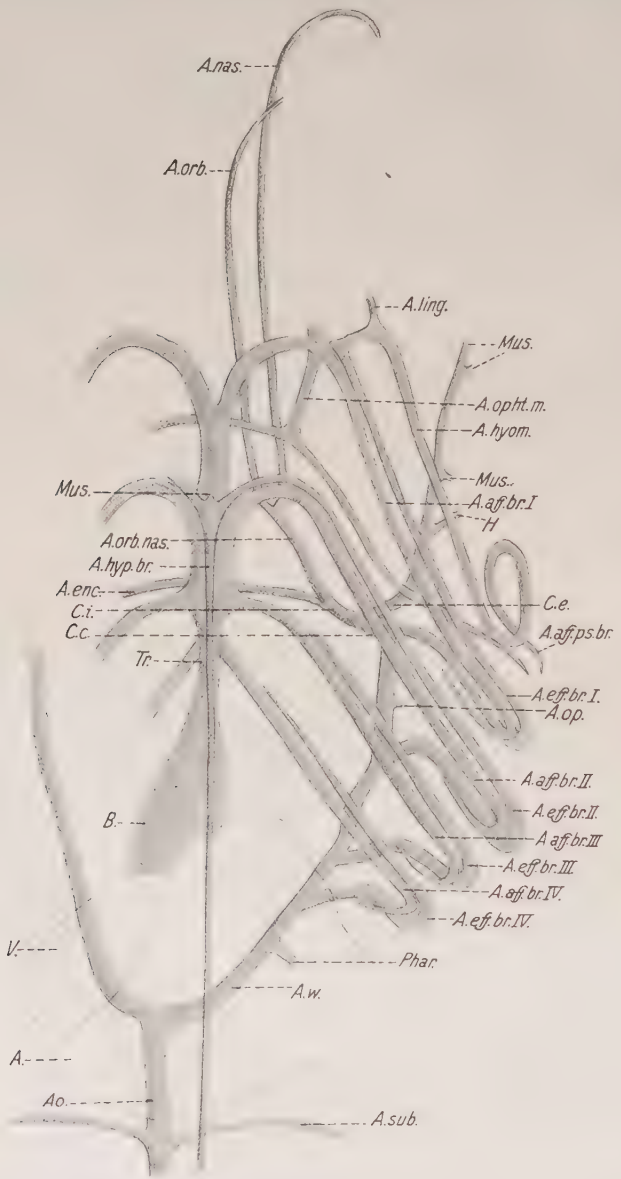


Abb. 26. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *Gobius panizzae* von ventral gesehen: Arteriensystem.

wand und die Zunge versorgt (Arteria lingualis, *A.ling.*). Die A. hyomandibularis stellt das einzige zuführende Gefäß der Pseudobranchie dar (Arteria afferens pseudobranchialis, *A.aff.ps.br.*). Aus der Pseudobranchie wird das Blut gesammelt in die Arteria efferens pseudobranchialis, welche cranial verläuft und, ohne Seitenzweige zu anderen Organen abzugeben, in der Chorioidealdrüse des Auges aufgeht. Sie wird auch als Arteria ophthalmica magna (*A.oph.m.*) bezeichnet und anastomosiert mit derjenigen der anderen Seite durch ein Quergefäß.

Jede Aortenwurzel setzt sich nach vorn in die Carotis communis (*C.c.*) fort, die sich bald in die Carotis externa (*C.e.*) und die Carotis interna (*C.i.*) gabelt. Erstere (*C.e.*) zieht in einem Bogen nach außen und dorsal, verläuft auf eine kurze Strecke dicht unterhalb der Jugularvenen und versorgt die seitliche und vordere Region des Schädels mit arteriellem Blut. Es wurden vier Äste verfolgt, die zur Muskulatur (*Mus.* und *Mus.*$_1$) und zum subcutanen Bindegewebe (*H*) führen. Die Carotis interna (*C.i.*) spaltet sich kurz nach ihrer Abzweigung von der Carotis communis in einen nach vorn und in einen zur Mitte verlaufenden Ast. Ersterer ist die Arteria orbitonasalis (*A.orb.nas.*), letzterer vereinigt sich in der Medianlinie mit dem entsprechenden Ast der anderen Seite und bildet mit ihm zusammen die Arteria encephalica (*A.enc.*). Damit ist der für die Teleosteer typische Circulus cephalicus geschlossen. Von der Arteria encephalica gehen mehrere Äste ab, die das Gehirn versorgen und die nicht näher verfolgt wurden. Die A. orbitonasalis teilt sich in die A. orbitalis (*A.orb.*) für die Augenmuskeln und in die A. nasalis (*A.nas.*), die entlang dem Nasensack verläuft und bis in die vordere Region des Oberkiefers verfolgt wurde.

Von der Aortenwurzel entspringt zwischen der Einmündung der ersten und zweiten Kiemenvene ein kleines, nach außen verlaufendes Gefäß, das zu den Muskeln am Ansatz des Operculums zieht und im Anschluß an Allen (1905) Arteria opercularis (*A.op.*) genannt sei. Hinter der Einmündung der Arteria efferens branchialis IV (*A.eff. br. IV*) zweigt außerdem eine Arterie ab, welche die Muskulatur des Pharynx (*Phar.*) versorgt. Nach der Vereinigung der beiden Aortenwurzeln zieht die Aorta descendens (*Ao.*) etwas rechts von der Mediane nach hinten. Von ihr entspringen die rechte und die linke Arteria subclavia (*A.sub.*), die, die Kopfniere durchbrechend, nach lateral verläuft und die Brustflosse versorgt.

Die Hauptvenen des Kopfes (Abb. 27) sind die Venae cardinales anteriores oder Jugularvenen (*V.card.a.*). Sie entstehen durch Zusammenfluß von vier größeren Ästen, der Vena encephalica, orbitalis,

nasalis und jugularis externa. Erstere (*V.enc.*) erhält durch zwei Äste (V. cerebralis anterior [*V.cer.a.*] und posterior [*V.cer.p.*]) das Blut vom Gehirn. Die Vena orbitalis (*V.orb.*) wird hauptsächlich von der Chorioidealdrüse gespeist und nimmt einen Nebenast von den Augenmuskeln auf. Die Venae nasales (*V.nas*). laufen in ihrem vorderen Teil entlang

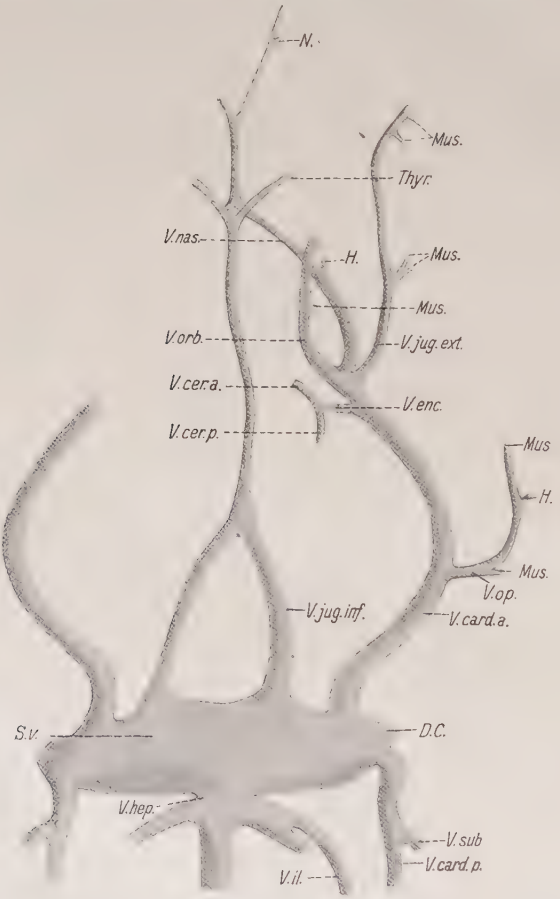


Abb. 27. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *G. panizzae:* Venensystem.

den Nasensäcken; dann anastomosieren sie median eine kurze Strecke miteinander und empfangen in ihrem weiteren Verlauf einen Ast von der dorsalen Haut. Aus den von der Carotis externa versorgten Bezirken wird das Blut durch die Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) (so genannt im Anschluß an Allen 1905) abgeführt. Die V. cardinalis anterior (*V.card.a.*) zieht an der Schädelbasis über der dorsolateralen Wand der Mundrachenhöhle nach hinten. In ihrem Verlauf nach caudal

nimmt sie eine Vene auf, die einen Ast von dem subcutanen Bindegewebe (*H*) und einige von der Kiemendeckelmuskulatur (*Mus.*) erhält; sie sei deshalb im Anschluß an Allen Vena opercularis (*V.op.*) genannt. Die V. cardinalis anterior wird in ihrem hinteren Teil ganz vom Gewebe der Kopfniere umhüllt und erhält aus ihr zahlreiche Äste. Sie bildet zusammen mit der Vena cardinalis posterior (*V.card.p.*) den Ductus Cuvieri (*D.C.*), der ohne scharfe Grenze in den Sinus venosus (*S.v.*) übergeht. In diesen direkt ergießen sich von caudal her die Vena hepatica (*V.hep.*) und von cranial die Venae jugulares inferiores (*V.jug.inf.*). Die Vena hepatica wird dicht vor ihrer Einmündungsstelle aus drei Ästen gebildet, die das Blut aus den drei Leberlappen erhalten. In die seitlichen Äste münden die Venae iliacae (*V.il.*). Die Venae jugulares inferiores (*V.jug.inf.*) sind nur in ihrem cranialen und caudalen Teil paarig; dazwischen stellen sie einen unpaaren, nahezu median verlaufenden Gefäßstamm dar. Die beiden vorderen Äste kommen aus der Zungenregion und laufen entlang der Thyreoidea (*Thyr.*). In ihrem weiteren Verlauf nehmen die Venae jugulares inferiores Äste von der ventralen Kopfmuskulatur auf.

2. *Boleophthalmus boddaerti.*

Durch das Vorhandensein von akzessorischen Atmungsorganen weist das Blutgefäßsystem von *Boleophthalmus boddaerti* eine erhebliche Komplizierung im Vergleich zu *Gobius panizzae* auf. Keine Besonderheiten gegenüber *G. panizzae* zeigen die Arteriae afferentes und efferentes branchiales (Abb. 28), abgesehen davon, daß die dritte und vierte Kiemenvene sich vor der Einmündung in die Aortenwurzel (Abb. 28, *A.w.*) zu einem kurzen gemeinsamen Stamm vereinigen. — Von den paarigen Verbindungsgefäßen der Arteria hypobranchialis (*A.hyp.br.*) mit den zweiten Kiemenvenen geht nach vorn ein Ast ab zur ventralen Kopfmuskulatur ($Mus._2$); die A. hypobranchialis selbst gibt außer an die Brustmuskeln einige Äste nach rechts und links an das respiratorische Epithel der medialen und ventralen Kiemenhöhlenwand (K_1) ab.

Vom ventralen Beginn der ersten Kiemenvene entspringt wie bei *G. panizzae* die Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*), der ein Hauptanteil an der Versorgung des Kiemenhöhlenepithels zukommt[1]. Sie verläuft zunächst ventral von der Mundrachenhöhle und biegt später nach lateral um. Deshalb liegen die nahe der Ursprungsstelle der

[1] Um das Übersichtsbild nicht undeutlich zu machen, wurde in Abb. 28 die A. hyomandibularis nur angedeutet; sie ist in ihrer gesamten Verzweigung daneben (Abb. 28a) herausgezeichnet.

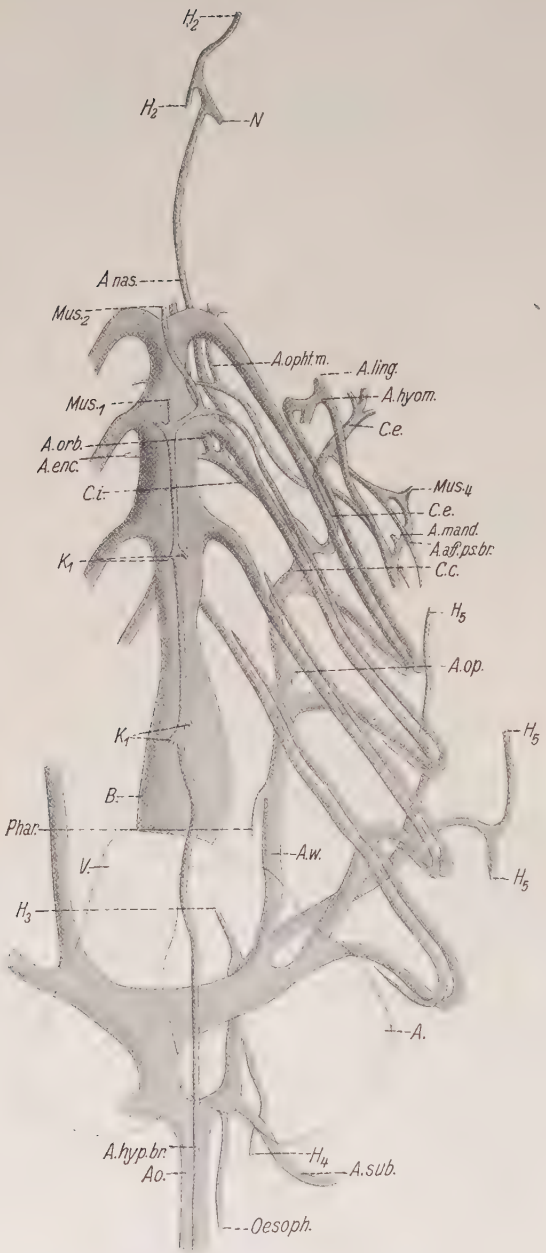


Abb. 28.

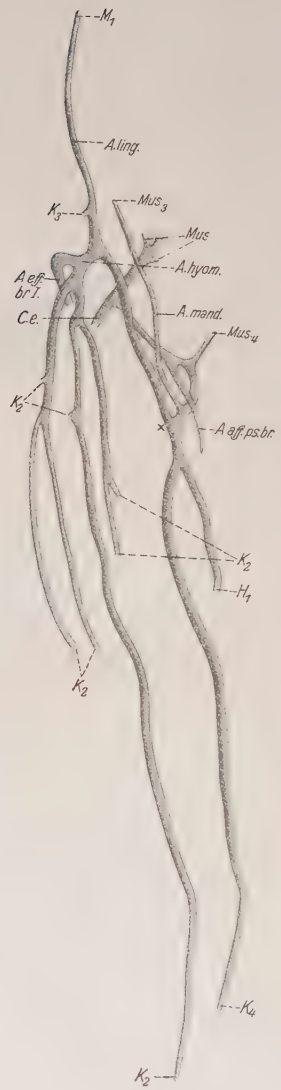


Abb. 28a.

Abb. 28 und 28a. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *Boleophthalmus boddaerti*: Arteriensystem.

A. hyomandibularis von ihr abgehenden Gefäße mehr ventral als die im weiteren Verlauf aus ihr entspringenden Äste. Zunächst gibt die A. hyomandibularis (Abb. 28 und 28a, *A.hyom.*) ein Gefäß ab, das sich sofort in mehrere parallel nach hinten verlaufende Äste teilt, die unter dem Kiemenhöhlenepithel hinziehen und teilweise bis zum hinteren Ende der Membrana branchiostegi verfolgt wurden. Sie versorgen die ventralen respirierenden Epithelbezirke der Kiemenhöhlenwand (Abb. 28a, K_2). Die Arteria lingualis (Abb. 28a, *A.ling.*) gibt außer an die ventrale Kopf- und Zungenmuskulatur ein Gefäß zum vascularisierten Epithel der vorderen, blindgeschlossenen ventralen Region der Kiemenhöhle (K_3) ab. Ihr Hauptast jedoch zieht seitlich unter dem Boden der Mundhöhle entlang und ist das zuführende Gefäß zum respiratorischen Epithel dieses Bezirkes (M_1)[1]. Da, wo die Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*) nach dorsal und vorn umbiegt (in Abb. 28a bei ×), gibt sie nach hinten ein starkes Gefäß ab, das einen Ast zu den Papillen an der seitlichen Kopfhaut entsendet (H_1), im übrigen aber das zuführende Gefäß für das vascularisierte Epithel auf der Innenseite des Operculums darstellt (K_4); es versorgt die mittleren und dorsalen Regionen der Schleimhaut. In ihrem weiteren Verlauf teilt sich die Arteria hyomandibularis in die Arteria mandibularis (*A.mand.*) und in die Arteria afferens pseudobranchialis (*A.aff.ps.br.*)[2]. Erstere versorgt die Muskeln des Unterkiefers ($Mus._3$), letztere gibt einen kleinen Ast ab zur seitlichen Kopfmuskulatur ($Mus._4$) und anastomosiert mit einem Seitenzweig der Carotis externa (Abb. 28 und 28a, *C.e.*), biegt dann nach hinten um und gibt zu den fünf Blättern der Pseudobranchie je einen Ast ab. Das Blut, das die Pseudobranchie durchströmt, hat also einen doppelten Ursprung; einmal kommt es von ventral her aus der Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*) und damit von der ersten Kiemenvene (*A.eff.br. I*), und zweitens von dorsal aus einem Zweig des Circulus cephalicus. Diese Verhältnisse hat schon Johannes Müller (1840) bei einigen Teleosteern beschrieben und Allis (1912) für *Gadus* abgebildet. Rauther (1925) fand für *Syngnathus* eine entsprechende Gefäßversorgung der Pseudobranchie. – Das Vas efferens pseudobranchialis (= Arteria ophthal-

[1] Die Äste, die zur Muskulatur führen, sind auf Abb. 28a nicht berücksichtigt.

[2] Diese Nomenklatur wurde im Anschluß an Allen (1905) (bei *Ophiodon*) und Granel (1927) (bei *Cyprinus*) gewählt. Man muß sich dabei bewußt sein, daß die A. afferens pseudobranchialis ebenfalls ein Abkömmling des ersten embryonalen Gefäßbogens ist, da ja die Pseudobranchie der Teleosteer nicht dem Hyoid-, sondern dem Mandibularbogen angehört.

mica magna [Abb. 28, *A.opht.m.*]) zieht nach vorn und medial und versorgt wie bei *Gobius panizzae* nur die Chorioidealdrüse des Auges, nachdem das rechte und linke Gefäß durch einen Transversalzweig median anastomosiert haben.

Die Carotis externa (Abb. 28 und 28a, *C.e.*) zeigt außer der Anastomose mit der Arteria afferens pseudobranchialis (*A.aff.ps.br.*) keine Besonderheiten. Es konnten keine Äste zu den akzessorischen Atmungsorganen nachgewiesen werden. Dagegen stellt die Arteria nasalis (Abb. 28, *A.nas.*) das wichtigste zuführende Gefäß für die Hautpapillen der vordersten Kopfregion dar. Sie zieht entlang dem Nasensack, gibt an das lockere Bindegewebe unter dem Nasensackepithel einen Ast ab (*N*) und verzweigt sich in mehrere Gefäße (von denen in Abb. 28 nur zwei gezeichnet sind), welche die Papillen der Haut (H_2) zwischen Oberlippe und Augen versorgen. Möglicherweise gibt sie auch ein Gefäß zur dorsalen Mundhöhlenwand ab; dieses konnte jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Hinter den Augen werden die seitlichen und dorsalen respirierenden Hautpartien von einem großen Hautgefäß versorgt, das sich von der Arteria subclavia (Abb. 28, *A.sub.*) abspaltet. Nahe ihrem Ursprungspunkt von der Aorta descendens (*Ao.*) gibt die A. subclavia einmal einen Zweig nach hinten ab, der bis zum Oesophagus (*Oesoph.*) verfolgt wurde, und ferner ein starkes Gefäß, das erwähnte Hautgefäß. Dieses verläuft zunächst ziemlich parallel der Medianebene nach vorn und gibt einen Ast ab, der die dorsale Muskulatur durchbricht und im subcutanen Bindegewebe der dorsalen Kopfhaut nach vorn (H_3) und hinten (H_4) zieht. In Abb. 28 ist dieses dorsale Gefäß nicht in seinem ganzen Verlauf gezeichnet. Der Hauptast des von der Arteria subclavia entspringenden Hautgefäßes zieht dorsal von der Vena cardinalis anterior nach außen und versorgt in zahlreichen Seitenzweigen die Papillen der seitlichen Kopfhaut (H_5).

Die abführenden Gefäße der akzessorischen Atmungsorgane ergießen sich direkt oder indirekt in die Vena cardinalis anterior (Abb. 29, *V.card.a.*), in die Vena jugularis inferior (*V.jug.inf.*) und in einige andere Gefäße, die direkt in den Sinus venosus (*S.v.*) oder in die Gefäße der Kopfniere münden. Die Vena nasalis (*V.nas.*) nimmt Gefäße auf von der Haut vor sowie zwischen und hinter den Augen (H_1). Ein nach medial und ventral verlaufender Ast der Vena nasalis konnte nicht sicher als Anastomose zu der entsprechenden Vene der anderen Seite erkannt werden. Die Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) empfängt zahlreiche Äste von der stark respiratorischen Haut vor den Augen (H_2) und von der Wangenregion (H_3); außerdem mündet in ihren vorderen Teil

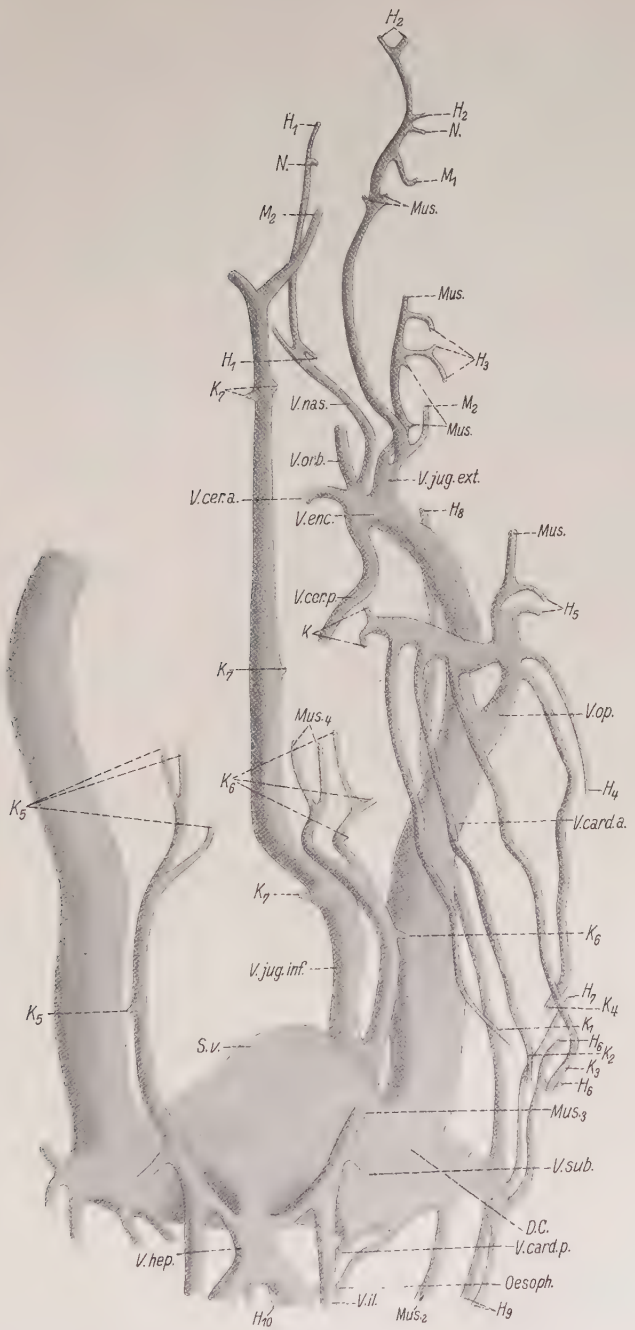


Abb. 29. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *B. boddaerti:* Venensystem.

eine Vene vom dorsalen Mundhöhlenepithel (M_1), weiter hinten eine Vene, die sich unterhalb der seitlichen Mundhöhlenschleimhaut aufspaltet (M_2) und einige kleinere Gefäße aus den von der Carotis externa versorgten seitlichen Kopfmuskeln (*Mus.*). Ferner nimmt die Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) einen kleineren Ast vom Nasensack (*N.*) auf.

Diejenige Vene, die der Vena opercularis (*V.op.*) von *Gobius panizzae* entspricht, nimmt die Hauptgefäße von der seitlichen Kopfhaut und von der Innenfläche des Operculums auf: vier große Venen verlaufen unter der medialen Wand des Kiemendeckels nach hinten parallel mit den entsprechenden, von der Arteria hyomandibularis abgehenden Arterien und nehmen zahlreiche Seitenzweige von dem respiratorischen Epithel der Kiemenhöhle auf (K_1, K_2, K_3, K_4). Die mehr medial- und ventral gelegenen Äste (K_1, K_2) erhalten ihr Blut von der ventralen und ventrolateralen Wand der Kiemenhöhle, während die beiden äußeren Gefäße (K_3, K_4) Äste aus den mittleren und dorsalen Regionen des Kiemenhöhlenepithels aufnehmen. Ein größeres Hautgefäß (H_4) zieht parallel mit den Kiemenhöhlenvenen unter der seitlichen Kopfhaut nach hinten, und von vorn her münden ebenfalls einige kleinere Hautgefäße (H_5) in die V. opercularis.

Mehrere weitere Venen von der seitlichen Kopfhaut (H_6, H_7, H_8) vereinigen sich mit den Gefäßen, die von der seitlichen Haut hinter dem Operculum (H_9) kommen, zu einem gemeinsamen, kurzen Stamm, welcher in den Ductus Cuvieri (*D.C.*) mündet. In diesen ergießt sich ferner die Vena cardinalis posterior (*V.card.p.*), die ebenso wie die Jugularvene von Kopfnierengewebe umhüllt ist, und eine Vene von der dorsalen Muskulatur ($Mus._2$). Parallel mit der V. cardinalis posterior verläuft ein Gefäß, das, vom Oesophagus kommend (*Oesoph.*), ebenfalls in den Ductus Cuvieri (*D.C.*) mündet. Von dorsal her erhält dieser außerdem eine Vene, die seitlich vom Rückenmark aufsteigt, sich dann auf eine kurze Erstreckung mit dem entsprechenden Gefäß der anderen Seite zu einer median über dem Rückenmark gelegenen Vene vereint, um sich weiter in zwei Gefäße, die das Blut von der Nackenhaut empfangen (H_{10}), zu spalten.

Venen, die in den Sinus venosus direkt einmünden, sind: 1. die Vena hepatica (*V.hep.*), die jederseits ein Gefäß aufnimmt, das aus drei Ästen konfluiert: der erste Ast kommt als Vena iliaca (*V.il.*) von hinten von der Bauchflosse; der zweite ist die Vena subclavia (*V.sub.*) und der dritte, von vornher einmündende, erhält das Blut aus den Brustmuskeln ventral vom Herzen ($Mus._3$). Dieser Ast ist rechts besonders stark ausgebildet; er zieht weit nach vorn und nimmt zahlreiche Gefäße von der

rechten medialen Wand der Kiemenhöhle auf (K_5), während der linke Ast nur Zufluß aus der Brustmuskulatur erhält (*Mus.*$_3$). Aus der entsprechenden linken Region des Kiemenhöhlenepithels (K_6) fließt das Blut in einen starken Seitenzweig der Vena jugularis inferior (*V.jug.inf.*), der außerdem einige kleinere Äste von der Brustmuskulatur (*Mus.*$_4$) erhält. 2. Die Vena jugularis inferior (*V.jug.inf.*), die unpaar ist und in ihrem caudalen Teil links von der Mediane verläuft. Sie liegt ventral vom Pharynx zwischen dem Truncus arteriosus und der Schlundmuskulatur und nimmt während ihres Verlaufs zahlreiche Gefäße von der Brustmuskulatur und von der medialen Wand der Kiemenhöhle (K_7) auf. In der Region der Schilddrüse gabelt sie sich, und jeder der beiden Äste zieht nach vorn unterhalb des Epithels der Mundhöhle und erhält von ihm zahlreiche Seitenzweige (M_2). Bis zur Muskulatur der Zunge wurde das Gefäß nicht verfolgt.

3. *Boleophthalmus viridis.*

Die Rekonstruktion des Gefäßverlaufes ergab in den Grundzügen dieselben Verhältnisse wie bei *Boleophthalmus boddaerti.* Ein wesentlicher Unterschied jedoch besteht in der Versorgung der Pseudobranchie und in dem Ursprung der Arteria hyomandibularis. Das Vas afferens pseudobranchialis wird allein von einem Seitenast der Carotis externa gebildet, der nicht mit der Arteria hyomandibularis anastomosiert. Es liegt hier also im Gegensatz zu *B. boddaerti* der Typ von *Esox* vor (J. Müller 1840, Allis 1912). Von der Arteria afferens pseudobranchialis spaltet sich bei *Boleophthalmus viridis* eine kleinere Arterie ab, deren vorderer Ast zum seitlichen Mundhöhlenepithel und deren hinterer zur lateralen Wand der Kiemenhöhle führt. Das hauptsächlichste zuführende Gefäß für das vascularisierte Epithel der Mund- und Kiemenhöhle aber ist wie bei *Boleophthalmus boddaerti* die Arteria hyomandibularis (Abb. 30, *A.hyom.*). Sie hat bei *B. viridis* einen doppelten Ursprung: Einmal aus dem ventralen Ende des ersten abführenden Kiemengefäßes (*A.eff.br. I*) und zweitens aus dem Truncus arteriosus (*Tr.*). Von diesem gehen nicht bloß die Arteriae afferentes branchiales (*A.aff. br. I, II, III, IV*, die beiden letzteren in einem gemeinsamen Stamm) ab, sondern der Truncus setzt sich nach vorn zu fort und gibt vor der ersten Kiemenarterie (*A.aff.br. I*) noch ein Gefäß ab, das zusammen mit dem vom ventralen Anfangspunkt der ersten Kiemenvene (*A.eff.br. I*) entspringenden Ast die Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*) bildet. Es liegen hier also Verhältnisse vor, wie sie sonst nur embryonal bei den Selachiern und bei einigen Teleosteern nachgewiesen sind.

So hat Grassi (1914) bei der Larve der Murenoiden festgestellt, daß vom vorderen Ende des Truncus außer der Arteria afferens branchialis I zwei weitere Arterien abgehen, nämlich eine laterale Arteria hyoidea afferens und eine rostrale Arteria mandibularis afferens. Diese anastomosiert mit der Arteria afferens des ersten Kiemenbogens; in ihrem weiteren Verlauf vereinigen sich auch die A. hyoidea und A. mandibularis und bilden das zuführende Gefäß der Probranchie. Berrill (1925) hat für die Larve von *Solea* ganz ähnliche Verhältnisse nachgewiesen. Die Untersuchungen von Maurer (1888) und Goette (1901) zeigten schon vorher, daß das zuführende Gefäß der Pseudobranchie, auch wenn es nicht mit einem Ast der Carotis externa anastomosiert, einen sehr komplexen Ursprung hat; in der Ontogenese werden nämlich der dorsale Teil des

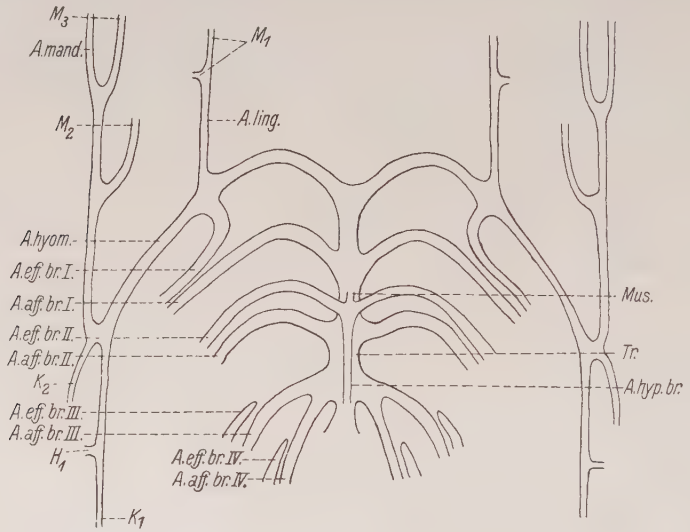


Abb. 30. Schema des Truncus arteriosus und der von ihm entspringenden Gefäße bei *Boleophthalmus viridis*. Nach einer Rekonstruktion.

Hyoidbogen- und der ventrale des Mandibularbogengefäßes reduziert, und die übrigbleibenden Gefäßstücke legen sich aneinander und bilden das zuführende Gefäß der Pseudobranchie, das sekundär mit dem ventralen Abschnitt der ersten Kiemenvene in Beziehung tritt.

Ob bei *Boleophthalmus viridis* das vorderste, aus dem Truncus entspringende Gefäß der Arteria hyoidea oder der Arteria mandibularis entspricht, ist ohne das Studium der Ontogenie nicht feststellbar.

Nach cranial gibt die Arteria hyomandibularis die Arteria lingualis (Abb. 30, *A.ling.*) ab, die außer der Zungenmuskulatur das respiratorische Epithel des Mundhöhlenbodens (M_1) versorgt. Nach caudal zweigen von der Arteria hyomandibularis zwei größere Gefäße für die innere Auskleidung des Kiemendeckels (K_1 und K_2) ab, von denen das eine einen Ast zur Haut auf dem Operculum (H_1) abgibt. Derjenige Teil der Arteria

hyomandibularis, welcher der Arteria mandibularis von *Boleophthalmus boddaerti* und von *Periophthalmus* entspricht, gibt zwei stärkere Äste zum seitlichen Mundhöhlenepithel (M_2 und M_3) ab. Durch die direkte Verbindung mit dem Truncus ist es möglich, daß die von der Arteria hyomandibularis versorgten, ausgedehnten respirierenden Epithelbezirke direkt Blut aus dem Herzen erhalten, das die Kiemenkapillaren nicht passiert hat. Es existiert also hier eine Art Kurzschluß, der den Kiemenkreislauf umgeht.

4. *Periophthalmus schlosseri schlosseri* und *Periophthalmus vulgaris*.

Die Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane von *P. schlosseri* kann als typisch gelten für alle daraufhin untersuchten *Periophthalmus*-Arten. Bei *Periophthalmus vulgaris* liegen infolge der schwachen Durchblutung der Mundhöhlenwand einfachere Verhältnisse vor.

Die Kiemengefäße von *P. schlosseri schlosseri* (Abb. 31) weisen, verglichen mit *Boleophthalmus boddaerti*, keine Besonderheiten auf. Das zuführende Gefäß der Pseudobranchie (Abb. 31, *A.aff.ps.br.*) anastomosiert im Gegensatz zu *B. boddaerti* nicht mit der Carotis externa (*C.e.*), sondern wird wie bei *Gobius panizzae* nur durch einen Ast der Arteria hyomandibularis (*A.hyom.*) gebildet. Auffallend ist, daß von dieser keine Gefäße zur Kiemenhöhlenwand und zur Haut abgehen wie bei *B. boddaerti*, wo diese Äste der A. hyomandibularis eine so große Bedeutung erlangen. Die Arteria lingualis (*A.ling.*) versorgt unter anderem das ventrale vascularisierte Epithel der Mundhöhle (M_1); parallel mit ihr zieht ein kleineres Gefäß, das aus der A. hyomandibularis entspringt und sich an dem mehr lateralen Epithel des Mundhöhlenbodens verzweigt (M_2). Auch die Arteria mandibularis (*A.mand.*) versorgt außer der Muskulatur des Unterkiefers (*Mus.*) in der Hauptsache das ventrale und laterale Mundhöhlenepithel (M_3). Von den paarigen Abschnitten der Arteria hypobranchialis (*A.Hyp.br.*) geht jederseits ein Gefäß cranialwärts ab, das sich teilt in einen Ast zur vascularisierten Schleimhaut des Mundhöhlenbodens (M_4) caudal vom Versorgungsgebiet der A. lingualis und einen Ast zum blind endenden vorderen Teil der Kiemenhöhle (K_1). In ihrem weiteren, unpaaren Verlauf gibt die A. hypobranchialis zahlreiche Äste zur Brustmuskulatur ab. Seitenzweige zum medialen Kiemenhöhlenepithel konnten nicht beobachtet werden.

Von der Carotis externa (*C.e.*) geht ein Gefäß zur lateralen Kopfhaut (H_1) ab, ferner ein Ast, der die Muskulatur über dem seitlichen Mundhöhlendach durchbricht und dann sich am respiratorischen Epithel

dieser Region aufspaltet (M_5). Äste der Arteria nasalis (*A.nas.*) versorgen die Haut vor den Augen (H_2), ferner geht von ihr ein Gefäß zur dorsalen Region der Mundhöhle (M_6) ab.

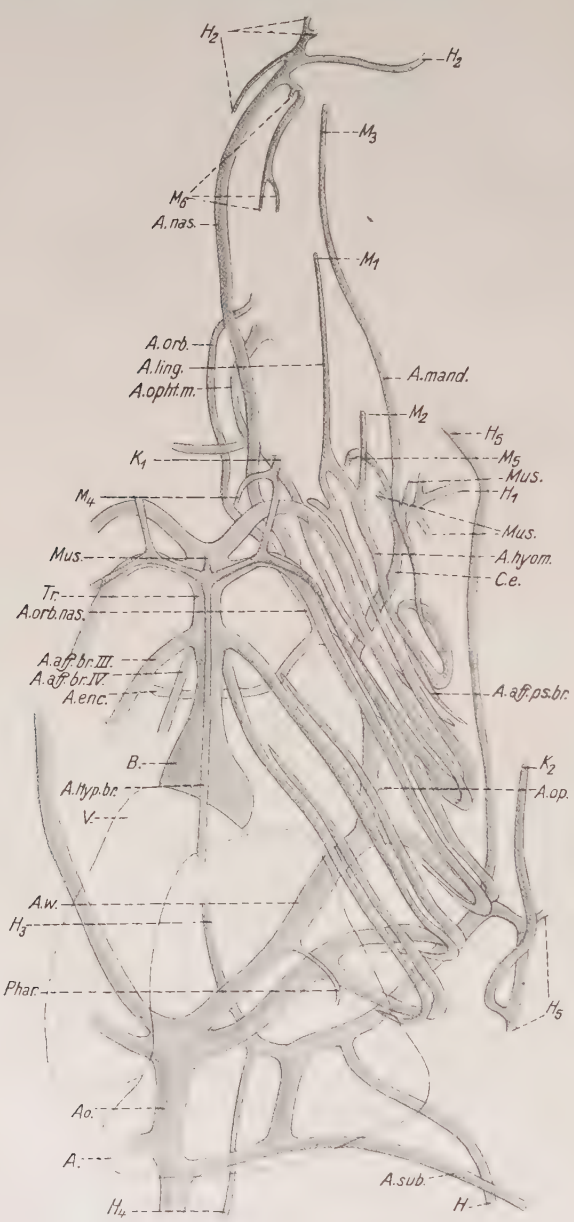


Abb. 31. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *Periophthalmus schlosseri schlosseri*: Arteriensystem.

In noch stärkerem Maße als bei *B. boddaerti* nimmt bei *P. schlosseri* ein cranial verlaufender Seitenzweig der Arteria subclavia (*A.sub.*) an der Blutversorgung der akzessorischen Atmungsorgane teil. Dieses Gefäß gibt einen Ast zur dorsalen Haut ab, der sowohl nach vorn bis zu den Augen (H_3) als auch weit nach hinten (H_4) nahezu median unter der Haut hinzieht (in Abb. 31 nicht in der ganzen Ausdehnung gezeichnet). Ferner wird die seitliche Haut (H_5) und das gesamte vascularisierte Epithel auf der Innenfläche des Operculums (K_2) von Seitenzweigen dieses großen Hautgefäßes versorgt. Die einzelnen Hautgefäße stimmen weitgehend mit denen von *B. boddaerti* überein, während das Kiemenhöhlenepithel von *Boleophthalmus boddaerti* und *B. viridis* durch Äste, welche von der A. hyomandibularis entspringen, versorgt wird, die bei *P. schlosseri* nicht ausgebildet sind.

Von der vascularisierten Epidermis vor den Augen (Abb. 32, H_1 und H_2) wird das Blut teils durch die Vena nasalis (*V.nas.*), teils durch einen Ast der Vena jugularis externa (*V.jug.ext.*) abgeführt. Letztere erhält außerdem ein Gefäß von der dorsalen Schleimhaut der Mundhöhle (M_1) und nahe ihrem Zusammenfluß mit der Vena nasalis (*V.nas.*) und V. orbitalis (*V.orb.*) Äste von der seitlichen Kopfhaut (H_3). Die Venae nasales beider Seiten vereinigen sich auf einer kurzen Strecke zu einem unpaaren Mediangefäß und nehmen in ihrem weiteren Verlauf einen Ast von der Haut zwischen den Augen auf (H_4). In die Vena cardinalis anterior (*V.card.a.*) münden zwei Gefäße von der Mundhöhlenschleimhaut: das vordere (M_2) derselben ist ein bei allen Periophthalmen, deren Kopfgefäße rekonstruiert wurden, in gleicher Weise vorkommendes Gefäß; es durchbricht die Muskulatur dorsal von der Mundhöhle, zieht dicht unter dem Epithel an der Seite des Parasphenoids nach vorn und erhält zahlreiche abführende Äste aus dem dorsalen Mundhöhlenepithel. Von der lateralen Wand des Mundhöhlendachs fließt das Blut durch ein entsprechendes, weiter hinten in die Vena cardinalis anterior mündendes Gefäß (M_9). Ebenso wie bei *B. boddaerti* erhält die Vena opercularis (*V.op.*) Gefäße vom lateralen Kiemenhöhlenepithel (K_1) und von der seitlichen Haut (H_5); außerdem jedoch mündet ein größerer Seitenzweig vom respiratorischen Epithel des Mundhöhlenbodens (M_4) ein. Caudal von der Einmündung der Vena opercularis (*V.op.*) in die V. cardinalis anterior (*V.card.a.*) erhält diese ein kleineres Gefäß (K_2), das einen Ast von der Thymus aufnimmt, im übrigen aber hauptsächlich von der dorsalen Region des Kiemenhöhlenepithels gespeist wird.

An Gefäßen, die sich in das Pfortadersystem der Kopfniere ergießen, wurden folgende beobachtet: Einmal eine Vene, die dorsal von

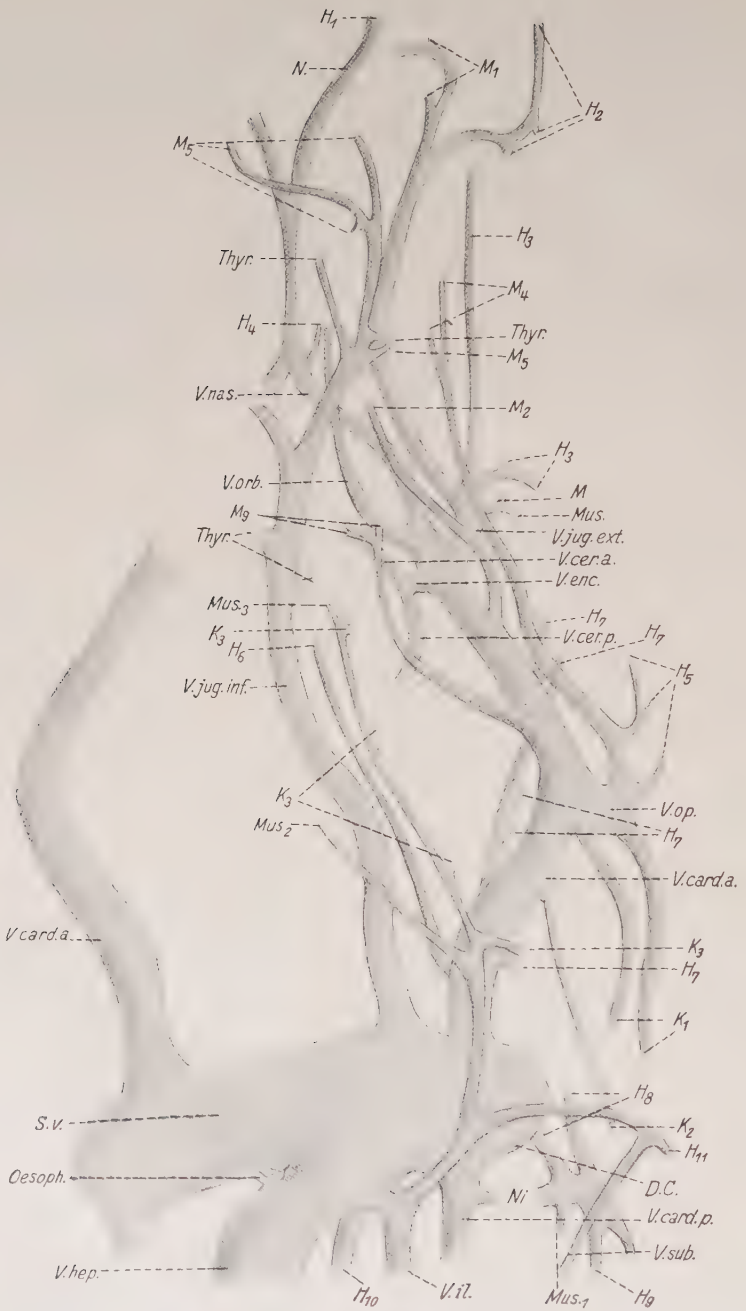


Abb. 32. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *P. schlosseri schlosseri*: Venensystem.

der V. cardinalis anterior verläuft (in Abb. 32 durch diese verdeckt) und die aus zwei Ästen von der dorsalen (H_6) und der seitlichen (H_7) Kopfhaut gebildet wird. Weiter hinten geht in den Gefäßen der Niere ein größerer Stamm auf, der von mehreren Hautgefäßen (H_8 und H_9) sowie von einem Ast aus der seitlichen Muskulatur ($Mus._1$) gebildet wird. Schließlich ergießt sich in das Pfortadersystem der Kopfniere von dorsal her ein Gefäß, das bei *Boleophthalmus boddaerti* ähnlich ausgebildet ist und von der Nackenhaut (H_{10}) stammt.

In den Sinus venosus (*S.v.*) direkt mündet die Vena hepatica und die Vena jugularis inferior. Die Vena hepatica (*V.hep.*) erhält in einem

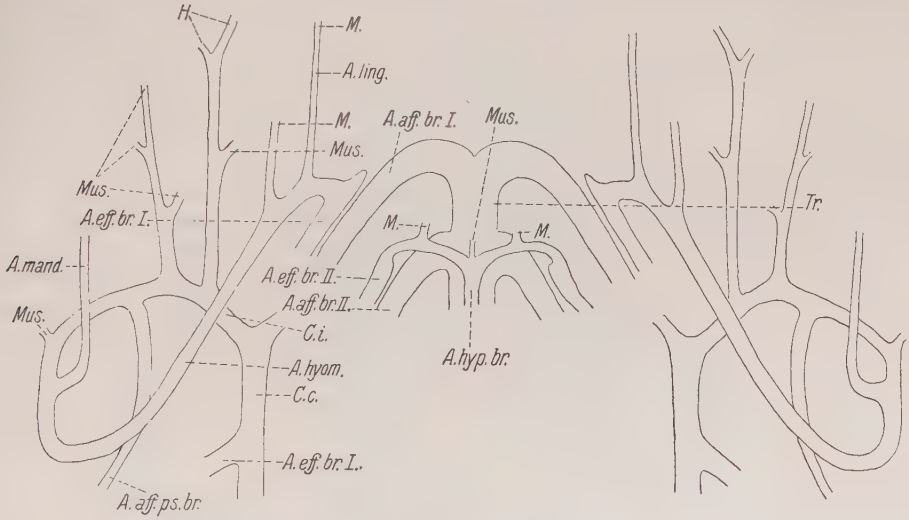


Abb. 33. Schema des Verlaufs der Arteria hyomandibularis und der Carotis externa (*C.i.*) bei einem *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*. Nach einer Rekonstruktion.

gemeinsamen Stamm die Vena iliaca (*V.il.*) und die Vena subclavia (*V.sub.*); in letztere ergießt sich ein Ast von der lateralen Haut (H_{11}) und ein größeres Gefäß, das ventral vom Herzen liegt, die Vene von der Brustmuskulatur ($Mus._2$ und $Mus._3$) und vor allem von der medialen Kiemenhöhlenwand (K_3). Es entspricht dem von der Lebervene sich abspaltenden rechten Gefäß bei *Boleophthalmus boddaerti* (vgl. Abb. 29) und ist bei allen *Periophthalmus*-Arten auf beiden Seiten vorhanden.

Die Vena jugularis inferior (Abb. 32, *V.jug.inf.*) ist unpaar. Sie nimmt einige Äste von der Thyreoidea (*Thyr.*) auf und gabelt sich vorn in mehrere Gefäße, die das Blut aus dem ventralen Mundhöhlenepithel (M_5) und von der Zungenmuskulatur abführen (letztere Äste sind in Abb. 32 nicht berücksichtigt).

Vergleicht man die Kopfgefäße von *Periophthalmus schlosseri* mit denen von *Boleophthalmus boddaerti*, so ergibt sich im allgemeinen eine

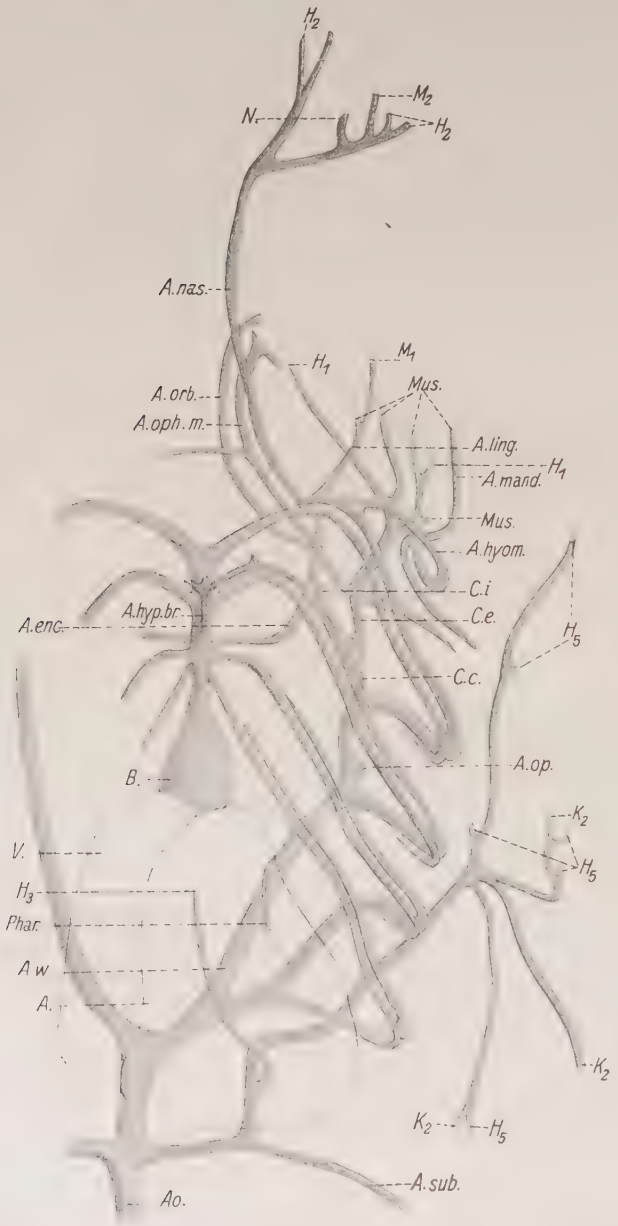


Abb. 34. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *Periophthalmus vulgaris*: Arteriensystem.

Übereinstimmung der Hauptgefäße. Ein wesentlicher Unterschied ist vor allem der, daß die laterale Haut und die Innenfläche des Operculums

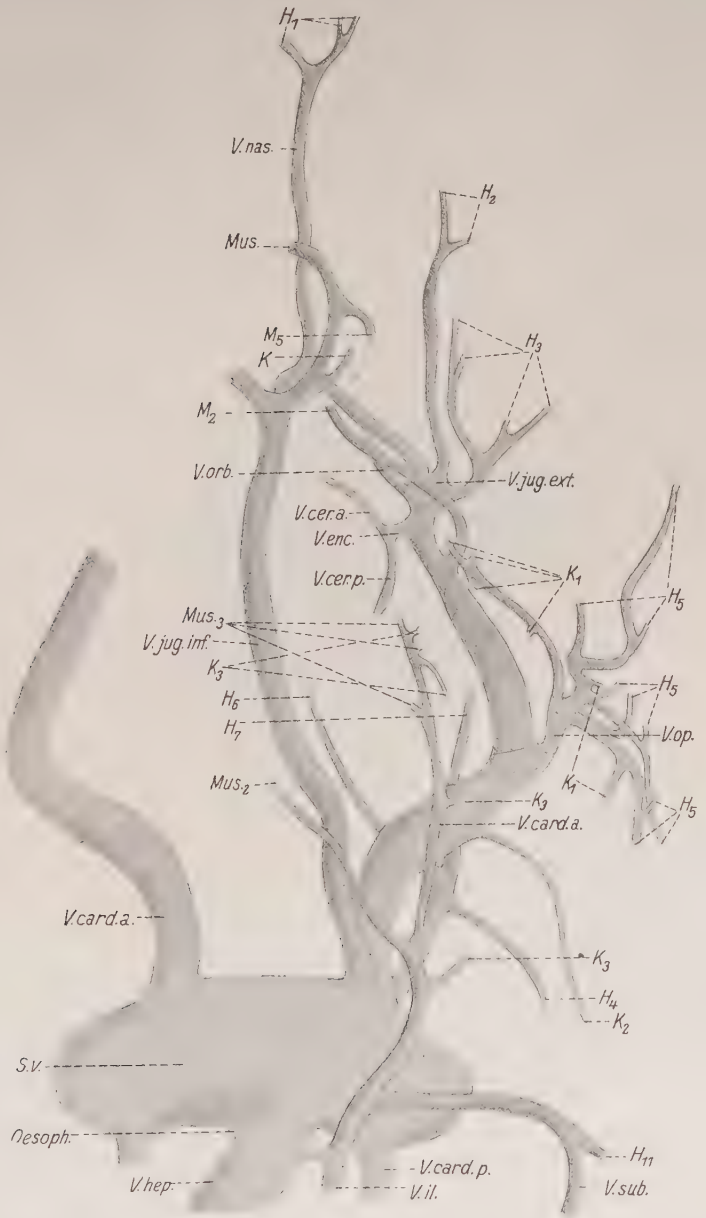


Abb. 35. Graphische Rekonstruktion der Kopfgefäße (linke Hälfte) eines *P. vulgaris:* Venensystem. Außer der Vena card. p. sind keine Gefäße des Nierenpfortadersystems berücksichtigt.

bei *P. schlosseri* in der Hauptsache von einem Ast der Arteria subclavia, bei *B. boddaerti* aber durch die Arteria hyomandibularis versorgt wird, daß ferner die Pseudobranchie bei *B. boddaerti* nach dem Gadustyp, bei *P. schlosseri* dagegen nach dem Salmotyp in den Kreislauf eingeschaltet ist. *P. vulgaris* und *P. chrysospilos* verhalten sich hierin entsprechend, während bei *P. koelreuteri fuscatus* eine Anastomose mit der Carotis externa (*C.i.*) vorhanden ist (Abb. 33). Diese Art folgt also hierin dem Gadustyp. Im übrigen sind bei *P. koelreuteri fuscatus* und *P. chrysospilos* die Gefäße der akzessorischen Atmungsorgane dieselben wie bei *P. schlosseri* (für die Arterien, die von der Carotis externa [*C.i.*] und von der A. hyomandibularis [*A.hyom.*] ausgehen, vgl. Abb. 33). Es kommt noch hinzu, daß das Epithel der Kiemenbögen stärker mit Blut versorgt ist, während dies bei dem zur Rekonstruktion verwendeten jungen *P. schlosseri* noch nicht der Fall war. Bei *P. koelreuteri fuscatus* konnte festgestellt werden, daß Seitenzweige der A. hypobranchialis von ventral her in die Kiemenbögen eintreten und sich unter dem Epithel aufspalten. Die abführenden Gefäße verlassen die Kiemenbögen an ihren dorsalen Enden und münden in die Vena cardinalis anterior.

Ein gegenüber *P. schlosseri, chrysospilos* und *koelreuteri fuscatus* vereinfachtes System der Kopfgefäße finden wir bei denjenigen Rassen von *Periophthalmus vulgaris*, deren Mundhöhlenepithel nicht vascularisiert ist. Dann sind, wie ein Vergleich von Abb. 34 und 35 mit Abb. 31 und 32 zeigt, die zu- und abführenden Gefäße der Mundhöhlenwandung viel schwächer ausgebildet oder überhaupt nicht nachweisbar, während die Haut- und Kiemenhöhlengefäße mit den für *P. schlosseri* beschriebenen weitgehend übereinstimmen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die respirierenden Organbezirke bei *B. boddaerti* und *B. viridis* sowie *P. schlosseri schlosseri, P. vulgaris, P. chrysospilos* und *P. koelreuteri fuscatus* folgendermaßen in den Kreislauf eingeschaltet sind: Sie erhalten im Kopf ihr Blut von Ästen der Carotiden, der Arteria hyomandibularis, hypobranchialis und subclavia; die Rumpfhaut wird von den segmental von der Aorta abgehenden Arterien versorgt. Die abführenden Gefäße der akzessorischen Atmungsorgane münden direkt oder indirekt in die Vena cardinalis anterior, V. jugularis inferior, V. subclavia oder direkt in den Sinus venosus oder in die Nierengefäße. Von der Rumpfhaut ergießt sich das Blut in die Vena cardinalis posterior. Diese Venen sowie der Sinus venosus und das ganze Herz enthalten also gemischtes Blut, das durch den Truncus arteriosus und die Arteriae afferentes branchiales den Kiemen zugeführt wird. Dort wird es teilweise arterialisiert; da dieser Effekt

beim Aufenthalt außerhalb des Wassers nicht bedeutend sein dürfte, so ist das Blut in den Kiemenvenen, in den Aortenwurzeln und in allen davon abzweigenden Arterien ebenfalls gemischt. Die von der Haut, dem Mund- und Kiemenhöhlenepithel kommenden Gefäße dagegen enthalten hocharterielles Blut, das sich jedoch mit dem von den anderen Organen stammenden, rein venösen Blut vereint, so daß dem Herzen gemischtes Blut zugeführt wird.

5. *Amblyopus brachygaster.*

Diese Art weist in der Blutversorgung der Haut sehr eigenartige Verhältnisse auf. Im subcutanen Bindegewebe verlaufen seitlich am Kopf und am Rumpf, besonders aber am Schwanz, in einem dorsalen

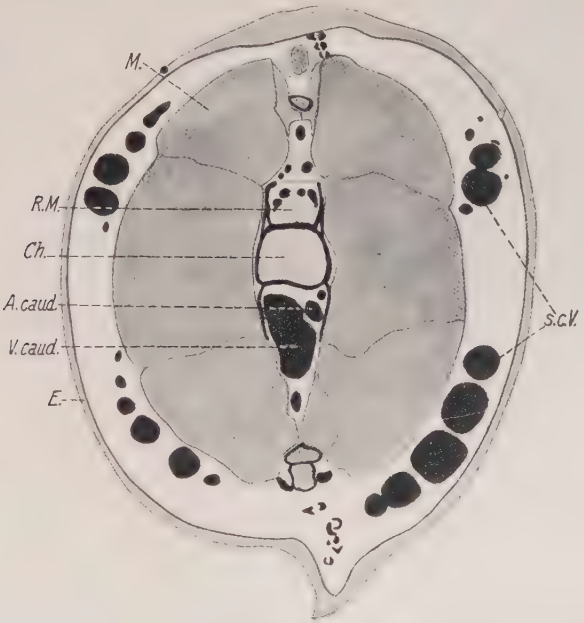


Abb. 36. Querschnitt durch den Schwanz eines 4,8 cm langen *Amblyopus brachygaster*. Susa Azan; Leitz Obj. 1, Oc. 3, Tblg. 152, auf 2/3 verkleinert. *A.caud.* Arteria caudalis, *Ch.* Chorda *E.* Epidermis, *M.* Muskulatur, *R.M.* Rückenmark, *s.c.V.* subcutane Venen, *V.caud.* Vena caudalis

und einem ventralen Feld mehrere starke Venen nebeneinander (Abb. 36, *s.c.V.*). Rekonstruiert man deren Verlauf in der Seitenansicht (Abb. 37), so ergibt sich, daß sie vielfach miteinander anastomosieren und ein dichtes Netzwerk unter der Haut bilden (*s.c.V.*). Sie münden durch relativ enge Gefäße in die Segmentalvenen (*Se.V.*) ein, die ihr Blut außerdem von der Muskulatur und dem Rückenmark (Venae neurales [Abb. 37, *V.neur.*]) erhalten. Nicht in jedem Segment ist eine Anastomose der

Hautvenen mit der Segmentalvene vorhanden. In die subcutanen Venennetze ergießen sich wenige kleine Zweige, die sich in der oben (S. 31) beschriebenen Weise an der Basis der Epidermis kapillar auflösen; sie wurden in Abb. 37 nicht berücksichtigt. Die Hautarterien sind ebenfalls sehr klein und entspringen von den Segmentalarterien.

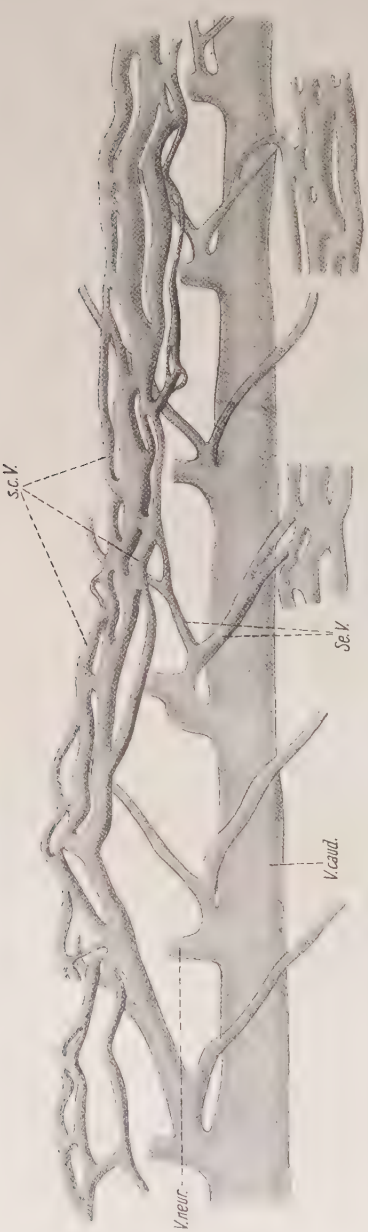


Abb. 37. Graphische Rekonstruktion der Venen des Schwanzes eines 4,8 cm langen *Amblyopus brachygaster* (von seitlich gesehen). Die ventral gelegenen subcutanen Venennetze sind nur angedeutet.

6. Herz nnd Bulbus arteriosus der *Gobiiformes*.

Das Herz der *Gobiiformes* hat einen für Teleosteer typischen Bau und zeigt bei den einzelnen Gattungen keine Unterschiede. Die Öffnung des Sinus venosus in das ventral von ihm gelegene, dreieckige Atrium ist mit zwei Rückstauklappen besetzt. Der Vorhof, dessen Wand mit dünnen, gegen das Lumen vorspringenden muskulösen Septen versehen ist, liegt etwas links von der Medianlinie und umhüllt dorsal und ventral den mehr nach rechts verschobenen Ventrikel teilweise; zwei halbmondförmige Atrioventricularklappen verhindern ein Zurückströmen des Blutes in die Vorkammer. Die Muscularis des Ventrikels ist stärker entwickelt als die des Vorhofs; zahlreiche Muskelbalken engen das Hauptlumen der Herzkammer ein und bilden ein schwammiges Gerüst, zwischen dem das Blut zirkuliert. Die Endocardzellen des Herzens sowie das Endothel im Bulbus sind kubisch und mit feinen Granula

erfüllt; sie dürften übereinstimmen mit den von Cuénot (1912) für einige Teleosteer beschriebenen »Nephrophagocyten«. Der Übergang vom Ventrikel zum Bulbus geschieht durch den kurzen Conus arteriosus, der als wesentlichsten Bestandteil ein Paar Taschenklappen enthält und äußerlich nicht abgesondert erscheint. Ebenso wie die Atrioventricularklappen bestehen die Conusklappen nur aus einer dünnen Endothelbekleidung und aus Bindegewebe, während muskulöse Elemente fehlen.

Der Bulbus arteriosus hat keine muskulöse Wand, wie dies auch Parsons (1929) für andere Teleosteer im Anschluß an Gegenbaur (1891) u. a. feststellte. Daher kommt dem Bulbus auch nicht die Fähigkeit der rhythmischen Kontraktion zu wie dem Truncus der Elasmo-

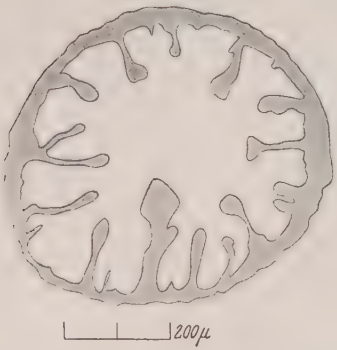


Abb. 38. Querschnitt durch den Bulbus arteriosus eines *Gobius auratus*, schematisch. Leitz Obj. 3, Oc. 4, Tblg. 152, auf 1/2 verkleinert.

Abb. 39. Querschnitt durch den Bulbus arteriosus eines *Gobius IV*, schematisch. Leitz Obj. 3, Zeiss Komp. Oc. 12, Tblg. 152, auf 1/2 verkleinert.

branchier, sondern er ist zu einem elastischen Apparat geworden, der nach Parsons (1929) ähnlich wie die Carotidendrüse der Amphibien die Funktion haben soll, als Puffer für den Blutdruck zu dienen und einen stetigen Strom zum Kopf zu erhalten. Unter den verschienenen Genera der Teleosteer variieren die Dicke der Bulbuswand und die Größe seines Lumens sehr stark; nach Parsons (1929) wird die Wand in der Hauptmasse aus der Adventitia gebildet, die Bindegewebsfasern und vereinzelte flache Muskelfibrillen enthält. Dieses Verhalten kann für die *Gobiiformes* bestätigt werden. Die Dicke der Wand und damit die Größe des Lumens ist innerhalb der Gruppe der *Gobiiformes* sehr verschieden.

Bei *Gobius auratus* (Abb. 38) ist die Wand des Bulbus dünn, und radiale Septen, die am Ende mit einer leistenförmigen Verdickung versehen sind, springen gegen die Mittellinie vor. Diese Septen sind relativ dünn und werden cranialwärts immer niedriger. Besonders gut ist das ventrale Medianseptum ausgebildet. — Dieselben Bilder erhält man bei

Gobius panizzae und *G. jozo*, ferner bei *G. xanthozoma*, *G. ornatus* und *G. IX*, sämtlich Arten, die keine verstärkte Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut haben. Bei erwachsenen Individuen der großen Species *G. jozo* sind die Septen zahlreicher als bei den kleineren Arten, ihre Form und die relative Größe des Lumens ist jedoch gleich wie bei diesen.

Abb. 40. Querschnitt durch den Bulbus arteriosus eines *Periophthalmus vulgaris*, schematisch. LEITZ Obj. 7, Oc. 1, Tblg. 152, auf 1/2 verkleinert.

Diejenigen *Gobius*-Arten, die eine beginnende Mundhöhlenatmung zeigen, wie *G. caninus*, *G. II*, *G. III*, *G. IV* und *G. V*, haben eine dickere Bulbuswand und breitere Septen, die dicht nebeneinander entspringen, aber nicht bis zur Mittellinie reichen (Abb. 39). Bei *Periophthalmus vulgaris* (Abb. 40), *P. cantonensis cantonensis* und *P. koelreuteri fuscatus* sowie bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* sind die Septen ähnlich gebaut, sie reichen jedoch weiter nach innen, und das zentrale Lumen ist kleiner. Stets ist das ventrale Medianseptum bevor-

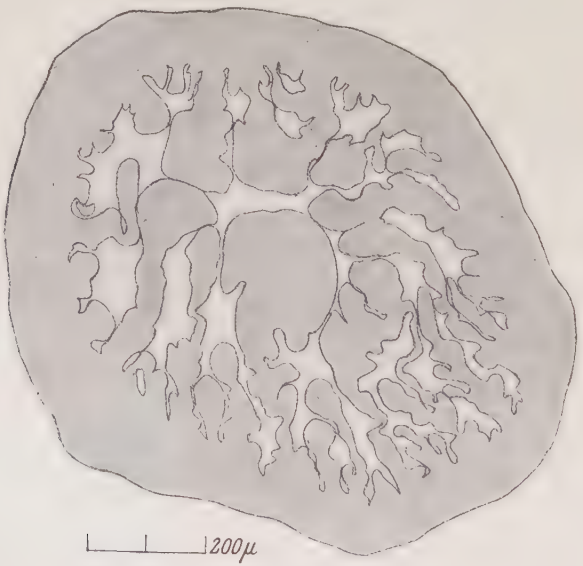


Abb. 41. Querschnitt durch den Bulbus arteriosus eines *Periophthalmus chrysospilos*, schematisch. LEITZ Obj. 3, Oc. 3, Tblg. 152, auf 2/3 verkleinert.

zugt. Eine weitere Differenzierung erfahren die Septen bei *Periophthalmus chrysospilos* (Abb. 41), *P. dipus*, *P. argentilineatus* und besonders bei *P. schlosseri* (Abb. 42) dadurch, daß auf den Hauptsepten seitliche Wülste und sekundäre Septen entstehen. Durch die in der Mittellinie sich nahezu berührenden Septen ist das Hauptlumen sehr eng. Daß die Komplizierung der Septen nicht eine Folge der Zunahme der von Körpergröße ist, ergibt ein Vergleich von gleich großen Individuen von *Periophthalmus vulgaris* und *P. schlosseri*, die ohne weiteres an der verschiedenen Ausbildung der Bulbi unterschieden werden können.

Abb. 42. Querschnitt durch den Bulbus arteriosus eines *Periophthalmus schlosseri schlosseri*, schematisch. LEITZ Obj. 3, Oc. 1, Tblg. 152, auf $^2/_3$ verkleinert.

Welches ist nun die funktionelle Bedeutung der Verbreiterung der Septen? Da die höhere Differenzierung des Bulbus bei *Gobius* und *Periophthalmus* annähernd parallel geht mit der Ausbildung von akzessorische Atmungsorganen, so liegt es nahe, sie in Zusammenhang zu bringen mit der Komplizierung des Kreislaufs durch das Vorhandensein von zwei hintereinandergeschalteten respiratorischen Kapillarsystemen. Gegen eine solche Deutung spricht jedoch, daß der Bulbus von *Boleophthalmus viridis* und *B. boddaerti* sowie von *Apocryptes lanceolatus* gleich gebaut ist wie der von *Gobius auratus*. Es ist deshalb nicht zulässig, die Verdickung des Bulbus als eine funktionelle Anpas-

sung der Formen mit akzessorischen Atmungsorganen zu deuten, zumal bei anderen Teleosteern nach Parsons (1929) die Dicke und Form der Trabekel ebenfalls sehr wechselnd ist.

V. Veränderungen der Atmungsorgane bei Jungfischen.

Harms (1928) hat die Jugendstadien und die äußeren Veränderungen während der Metamorphose bei *Periophthalmus vulgaris s. argentilineatus* beobachtet. Er stellte fest, daß die junggeschlüpften Periophthalmen sich kaum von *Gobius*-Larven unterscheiden und noch typische Grundfische sind, während Tiere in der Metamorphose (siehe Harms 1928, Abb. 23b und c) an der Uferzone leben und schon auf kurze Zeit das Wasser verlassen. Diese letzteren Stadien sowie solche, deren Metamorphose noch nicht so weit fortgeschritten war, ferner Tiere nach beendeter Metamorphose konnten auf die Ausbildung ihrer Atmungsorgane untersucht werden, außerdem Jungfische von *Boleophthalmus boddaerti*, die im äußeren Habitus den Tieren in der stationären Phase vollständig glichen.

1. *Boleophthalmus boddaerti.*

Bei den jüngsten Stadien von 1,8 cm Länge sind die Kiemen fertig ausgebildet. Das Epithel der Mund- und Kiemenhöhle ist zweischichtig und sehr dünn; an seiner Basis findet sich bereits ein ausgedehntes Kapillarnetz, welches das Epithel von innen her einbuchtet. Auch die Verteilung des vascularisierten Epithels ist schon dieselbe wie beim ausgewachsenen Tier. Dagegen konnte die Entstehung der Hautpapillen an dem vorhandenen Material verfolgt werden. Zunächst (Abb. 43) befindet sich in den obersten Lagen des Coriums (*C.*) ein Netz von Kapillaren (*Kap.*), die im Corium senkrecht in mehreren Ästen aufsteigen und dessen Außenfläche dicht anliegen (Stadium I). Das Stratum germinativum (*St.g.*) ist da, wo die Kapillaren dicht unter ihm verlaufen, flachgedrückt; die Gesamthöhe der Epidermis dagegen ist noch nicht vermindert. Nun spalten sich vom straffen Corium einzelne Bindegewebsfasern (Abb. 44, *B.g.*) ab, welche die Kapillarschlinge (*Kap.*) nach außen drängen, so daß die Epidermis an dieser Stelle von unten her eingewölbt und plattgedrückt wird. In diesem Stadium II ist deutlich zu erkennen, daß die epidermale Decke der Papille aus Stratum germinativum (*St.g.*), einer Lage Turgorzellen (*ves.Z.*) und einer Deckschicht (*D.*) besteht, die alle stark abgeflacht sind. Die Kapillare liegt jetzt dem Corium nicht mehr dicht auf, sondern wird durch die immer mehr radial sich anordnenden Stützfasern an der Peripherie der noch flachen Coriumpapille gehalten. Auch

Pigmentzellen (*P.*) finden sich zwischen dem Bindegewebe der Papillenanlage. In diesem Entwicklungsstadium bildet die Kapillare noch eine einfache Schlinge, ein Zustand, wie er bei *Boleophthalmus viridis* in der Haut des Operculum dauernd erhalten bleibt. Im nächsten Stadium III

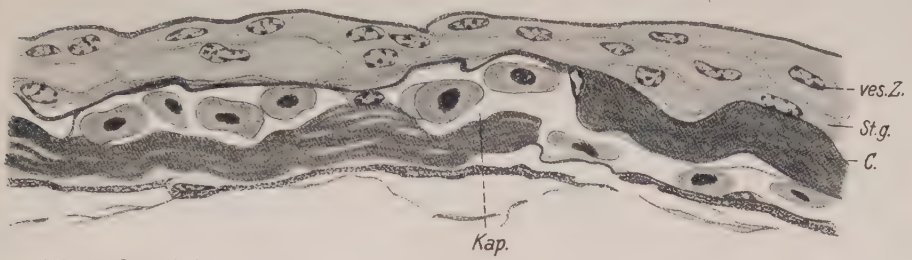


Abb. 43. Querschnitt durch die dorsale Rumpfhaut eines 2 cm langen *Boleophthalmus boddaerti* (Stadium I der Papillenbildung). Erklärung s. Abb. 44.

gehen von der Kapillarschlinge kleine Seitenzweige aus, die sich zwischen die basalen Epidermiszellen über der Papille einschieben und so nur von der dünnen obersten Schicht bedeckt sind. Die Coriumpapille weitet sich nun immer mehr aus und wird mit der Zunahme der Epidermisschichten höher; die zu- und abführenden Gefäße verzweigen sich, um

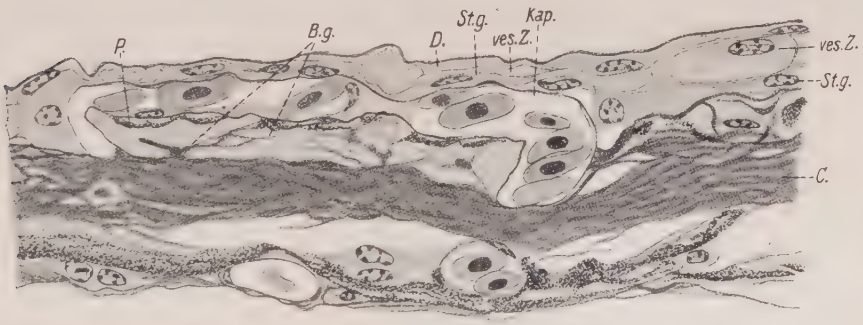


Abb. 44. Querschnitt durch die dorsale Haut der hinteren Kopfregion eines 2 cm langen *Boleophthalmus boddaerti* (Stadium II der Papillenbildung). Susa, Azan; LEITZ Imm. 1/12, Oc. 4, Tblg. 152, auf 4/5 verkleinert. *B.g.* Bindegewebsfasern, *C.* Corium, *D.* Deckschicht, *Kap.* Kapillare, *P.* Pigment, *St.g.* Stratum germinativum, *ves.Z.* vesiculöse Zellen.

der vergrößerten Papillenoberfläche genügend Blut zuführen zu können. Damit ist das endgültige Stadium erreicht. — Erst wenn die Papillen beinahe fertig ausgebildet sind, legen sich die Schuppen an; im Stadium I, II und III der Papillenbildung fehlen sie noch. Die Schuppenbildung geht so vor sich, daß sich im lockeren Bindegewebe am Grund der Papille Bindegewebszellen in zwei Lagen flach zusammenlegen und dann zwischen den beiden Schichten die Schuppensubstanz ausscheiden.

Auch noch später liegen diese Scleroblasten der Schuppe außen in weiten Abständen an. Der Vorgang der Bildung von Hartsubstanz und die weitere Entwicklung der Schuppen wurden nicht näher analysiert, scheinen aber mit den bei anderen Teleosteern beschriebenen Verhältnissen übereinzustimmen (vgl. Biedermann 1928).

Die respiratorischen Papillen bilden sich zuerst in der hinteren Kopfregion aus: Bei einem Jungfisch von 1,8 cm Länge findet sich in dieser Gegend das Stadium II, während in der Haut des Operculum und der vorderen Kopfregion erst das Stadium I ausgebildet ist. Von der hinteren Kopfregion ausgehend, schreitet die Papillenbildung zunächst cranial und nach den Seiten, dann auch caudal immer mehr fort. Bei einem Tier von 2 cm Länge ist das Stadium II bis gegen den hinteren Rand der Augen vorhanden (Abb. 44), und auch seitlich beginnt in der dorsalen Region des Operculums sich das Stadium II allmählich herauszubilden, während sich dorsal am Rumpf das Stadium I findet (Abb. 43). Dagegen läßt sich bei Jungfischen von 2,1 cm Länge das Stadium II in der dorsalen Haut des Rumpfes, an der ganzen Kopfoberseite bis zum Oberkiefer und seitlich auf dem Operculum nachweisen, während in der Wangenregion und seitlich am Rumpf nur das Stadium I vorkommt. Beim weiteren Wachstum werden auch hier die Papillen ausgebildet.

2. *Periophthalmus vulgaris.*

Das kleinste Individuum, das zur Verfügung stand, war 0,95 cm lang und stand in der Metamorphose; der Exophthalmus war deutlich, aber noch unvollständig ausgeprägt. Die Kiemen (Abb. 45) gleichen vollständig denen von *Gobius*, denn die Lamellen werden von einem Epithel von flachen Deckzellen (Abb. 45, *D.*) bekleidet, und Drüsenzellen sind auf den Lamellen nicht vorhanden, während im Epithel des Kiemenblattstammes eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*) reichlich vertreten sind. Bei Jungfischen zwischen 0,98 und 1,1 cm Länge beginnen sich die Kiemenlamellen zu verändern (Abb. 46). Das Epithel enthält Drüsenzellen, vor allem eingesenkte Eiweißzellen (*e.E.dr.*), daneben auch vereinzelte Schleim- und Körnerdrüsen (Abb. 46, *K.dr.*). Besonders am Grund der Lamelle finden sich Drüsenzellen, während sie außen fehlen und das Epithel hier nur aus flachen Deckzellen (*D.*) besteht. Die Verdickung des Oberflächenepithels beginnt also in der Nähe des Kiemenblattstammes und schreitet immer mehr nach außen fort. Bei vollständig metamorphosierten Jungfischen von 1,25 cm Länge und mehr haben sich die Drüsenzellen auf der ganzen Lamellenfläche bis zur Peripherie ausgebreitet; wie beim erwachsenen Tier wechseln meist flache Deckzellen

ab mit eingesenkten Eiweißdrüsen, die sich unterhalb der Deckzellen aneinanderlegen und scheinbar eine zweite Schicht bilden.

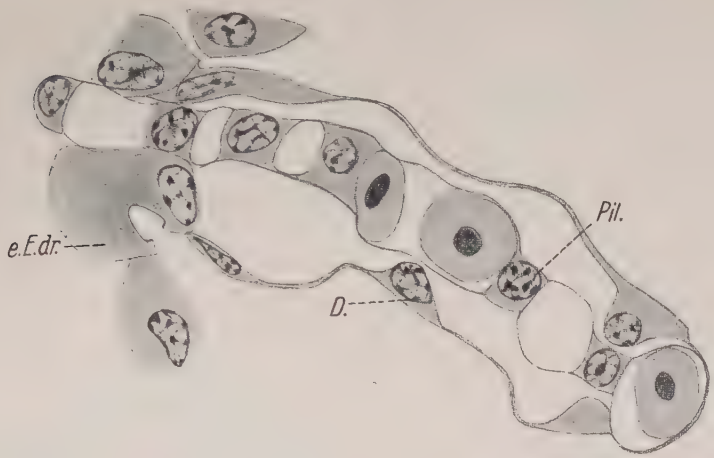


Abb. 45. Querschnitt durch eine Kiemenlamelle eines 0,95 cm langen *Periophthalmus vulgaris*. Susa, Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eosin; LEITZ Imm. 1/12, ZEISS Komp. Oc. 12, Tblg. 152, auf 4/5 verkleinert. Bezeichnung wie bei Abb. 46.

In diesem Stadium ist auch das Kiemenhöhlenepithel vollkommen ausdifferenziert: die Kapillaren verlaufen an der Basis des zweischichtigen

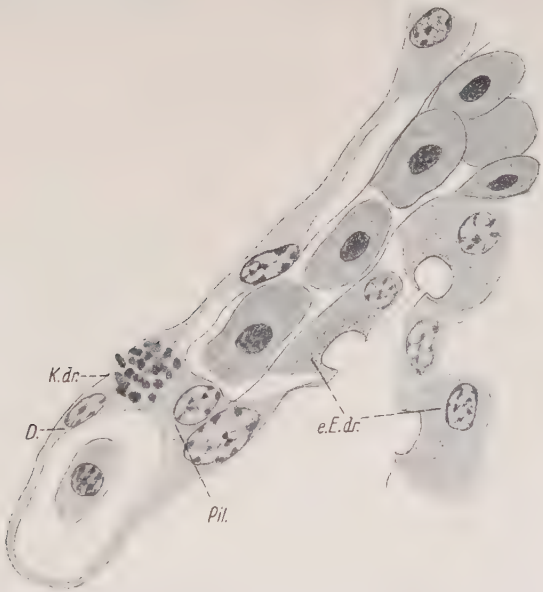


Abb. 46. Querschnitt durch eine Kiemenlamelle eines 0,98 cm langen *Periophthalmus vulgaris*. Susa, Azan; Vergr. wie Abb. 44. *D.* Deckzelle, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *K.dr.* Körnerdrüse, *Pil.* Pilasterzelle.

Epithels und reichen bis dicht unter die Oberfläche, während bei Tieren bis zu 1,2 cm Körperlänge es nur aus einer Zellage besteht und nicht besonders stark mit Blut versorgt ist.

Bemerkenswert ist, daß die Haut schon bei den jüngsten Stadien von 0,95 cm Länge vascularisiert ist. Die senkrecht aufsteigenden und sich in den obersten Deckschichten der Epidermis verzweigenden Hautkapillaren sind typisch ausgebildet (siehe auch Abb. 15 von einem 0,98 cm langen Individuum, *Kap.*), und zwar dorsal am ganzen Körper bis zwischen die Augen und in der Region des Operculums wenig nach lateral übergreifend. Bei Tieren von 1,2 cm Länge treten zum erstenmal auch seitlich unterhalb der Augen Blutgefäße in der Epidermis auf. Im weiteren Verlauf der Entwicklung breitet sich am gesamten Kopf und

Abb. 47. Querschnitt durch den Bulbus arteriosus eines 1 cm langen *Periophthalmus vulgaris*, schematisch. Leitz Obj. 7, Oc. 1, Tblg. 150, auf 1/2 verkleinert.

Abb. 48. Querschnitt durch den Bulbus eines 1,7 cm langen *Periophthalmus vulgaris*, schematisch. Leitz Obj. 7, Oc. 1, Tblg. 152, auf 1/2 verkleinert.

Rumpf die Vascularisation der Epidermis auf die Seiten aus. Erst später bilden sich die Schuppen aus, und zwar beginnt die Schuppenbildung bei Tieren von 1,25 cm Länge seitlich am Schwanz und greift immer mehr nach cranial und dorsal über, bis bei ungefähr 2,3 cm Länge die normale Beschuppung erreicht ist.

Die Blutgefäße des Kopfes wurden bei einem 0,98 cm langen *Periophthalmus vulgaris* rekonstruiert. Die großen Kopfgefäße sowie die hauptsächlichsten Arterien und Venen der Haut und des Mund- und Kiemenhöhlenepithels sind vorhanden, verzweigen sich jedoch noch nicht im selben Ausmaß wie beim geschlechtsreifen Tier.

Auch der Bulbus arteriosus zeigt im Verlauf der Entwicklung eine fortschreitende Komplizierung: Bei Jungfischen bis zu ungefähr 1,2 cm Länge sind im Bulbus nur schmale Längssepten vorhanden, die radial nach innen strahlen und sich nicht berühren (Abb. 47). Der Bulbus ist

hier noch ganz ähnlich gebaut wie z. B. der von *Gobius auratus*. Bei Tieren von 1,25 cm Länge ab wird die Bulbuswand allmählich dicker, und die Septen verbreitern sich immer mehr (Abb. 48), bis der endgültige Zustand erreicht ist (vgl. Abb. 40).

Aus den erwähnten Befunden geht hervor, daß bei *Periophthalmus vulgaris* zunächst die Haut als akzessorisches Atmungsorgan in Funktion tritt. Dann bildet sich das Gefäßnetz unter dem Kiemenhöhlenepithel aus. Gleichzeitig treten Drüsenzellen auf den Kiemenlamellen aus und nehmen schließlich deren ganze Fläche ein. Erst dann verdickt sich die Wand des Bulbus arteriosus.

3. *Periophthalmus schlosseri schlosseri.*

Bei einem Jungfisch von 1,5 cm Länge kurz nach der Metamorphose, mit vollkommen ausgebildetem Exophtalmus, sind die Kiemenlamellen noch nicht verwachsen; sie sind dicht besetzt mit kubischen, meist schlauchförmig eingesenkten Eiweißzellen und gleichen in diesem Stadium sehr denen von *Periophthalmus chrysospilos* oder von denjenigen Rassen von *P. vulgaris*, deren Kiemenlamellen nach dem zweiten Typ gebaut sind (siehe S. 17).

Auch die Epidermis hat noch einen primitiveren Bau als bei größeren Tieren; infolge der geringeren Höhe dringen keine Arteriolen mit Ringmuskelzellen gegen die Epidermis vor, sondern wie bei den übrigen *Periophthalmus*-Arten Kapillaren, die senkrecht aufsteigen und nur von einer dünnen Bindegewebsmembran begleitet sind. Auf der Oberseite des Kopfes wölben die Endverzweigungen der Kapillaren zwischen den Deckschichten die Oberfläche nach außen leistenförmig vor, eine Eigentümlichkeit, die auch beim erwachsenen *Periophthalmus schlosseri schlosseri* vorkommt (vgl. Abb. 16).

Das Epithel der Kiemenhöhle gleicht dem von *Periophthalmus vulgaris*; es ist in diesem Stadium noch sehr flach, zweischichtig und enthält zahlreiche, wenig eingesenkte Eiweißzellen. Die an der Basis des Epithels liegenden Kapillaren buchten dieses nur wenig vor. Noch primitiver ist die Mundhöhlenschleimhaut gebaut; sie ähnelt ebenfalls der von *Periophthalmus vulgaris* und hat noch keine respiratorische Funktion, da Kapillaren weder an der Epithelbasis noch im Corium vorhanden sind.

Die Septen des Bulbus arteriosus sind breit und berühren sich teilweise nahe der Mittellinie; sie tragen keine sekundären Leisten, und der Bulbus gleicht daher vollständig dem eines *Periophthalmus vulgaris*.

Auch ein junger *Periophthalmus schlosseri schlosseri* von 3,5 cm Länge hat noch keine verwachsenen Kiemenlamellen. Das Mund- und das Kiemenhöhlenepithel dagegen hat sich weiter differenziert; es ist sehr stark durchblutet, und zwar dringen die Kapillaren zwischen die Zellen der oberen Schichten ein wie beim ausgewachsenen Tier. Im Bulbus arteriosus tragen die ventralen Septen seitlich kleine Wülste, während die dorsalen noch ungeteilt sind.

Diese Beobachtungen lassen darauf schließen, das *Periophthalmus schlosseri* im Verlauf der Ontogenese ein *Periophthalmus vulgaris* ähnliches Stadium durchläuft.

VI. Beitrag zur Physiologie der Atmung von Periophthalmus.

Die große physiologische Bedeutung der akzessorischen Atmungsorgane von *Periophthalmus* ist nach den mitgeteilten morphologisch-histologischen Befunden und nach der Ausbildung ihrer Blutversorgung nicht zweifelhaft. Es schien aber angezeigt, auch zahlenmäßig faßbare Beobachtungen über das Maß der Leistungsfähigkeit der Luftrespirationsorgane anzustellen, vor allem auch, um für einen Vergleich mit den Amphibien eine Grundlage zu gewinnen. Dazu war eine quantitative Messung des Sauerstoffverbrauchs und der Kohlensäureabgabe besonders geeignet.

Versuchsmethodik: Ursprünglich gedachte ich den von Cohnheim (1910) beschriebenen und von Joel (1919) und Groebbels (1926) verbesserten »Kestnerschen Respirationsapparat für kleine Tiere«, der nach dem Prinzip von Regnault-Reiset konstruiert ist, zu benutzen. Das Prinzip der Apparatur ist folgendes: In einem geschlossenen System, in dem mit Hilfe eines mit Ventilen versehenen Gummiballons ein gerichteter Luftstrom zirkuliert, wird die von dem Tier ausgeatmete CO_2 durch Natronkalk absorbiert und gravimetrisch bestimmt. Die Verminderung des Gasvolumens, die dem verbrauchten Sauerstoff entspricht, wird durch ein Manometer gemessen, und am Schluß des Versuchs wird aus einer Sauerstofflasche, der eine Bürette mit destilliertem Wasser aufgesetzt ist, durch Zufließenlassen von Wasser so viel O_2 in das System gedrückt, bis der Unterdruck ausgeglichen ist. Dann läßt sich der Sauerstoffverbrauch unmittelbar an der Bürette ablesen.

Im Verlauf der nach diesem Prinzip ausgeführten Vorversuche ergaben sich folgende Mängel: Große Nachteile hat die gravimetrische Bestimmung der CO_2: die gewogenen Absorptionsröhrchen dürfen erst in den Kreislauf eingefügt werden, nachdem während eines Vorversuchs

die im Apparat vorhandene CO_2 absorbiert worden ist. Beim Auswechseln der Absorptionsgefäße ist es trotz aller Vorsicht denkbar, daß etwas wasserdampf- und kohlensäurehaltige Luft in die Apparatur eindringt; da der Apparat unter Wasser ist, müssen am Schluß des Versuches die Absorptionsröhrchen sorgfältig getrocknet werden. — Die manometrische O_2-Bestimmung wird deshalb ungenau, weil ein Teil des Apparates (Gummiballon mit anschließenden Schläuchen und Manometer) außerhalb des Thermostaten sich befindet; auch dadurch, daß man den Apparat vor dem Versuch zwecks Temperaturausgleichs längere Zeit laufen läßt, wird die Temperatur bei dieser Anordnung doch nie so konstant, wie es zu einer exakten manometrischen Methode erforderlich ist. Das von den genannten Autoren benutzte offene Manometer hat ferner den großen Nachteil, daß Barometerschwankungen nicht ausgeschaltet werden.

Der Apparat, den ich zu meinen Versuchen verwendete, wurde mit Hilfe von Herrn Priv.-Doz. Dr. Fischbeck gebaut, dem ich hierfür auch an dieser Stelle bestens danken möchte. Die Methodik beruht auf dem Prinzip, nicht nur O_2, sondern auch CO_2 manometrisch zu bestimmen (siehe auch Heller 1925, Ullrich und Ruhland 1928 u. a.).

Abb. 49 gibt ein Schema des Apparates. In einem geschlossenen System circuliert ein Luftstrom, der dadurch erzeugt wird, daß das Volumen des Ballons *B* sich ändert. Dies wird so erreicht, daß der eine Schenkel einer starken Holzstange, zwischen welcher der Ballon befestigt ist, mit einem Exzenter verbunden ist, der seinerseits durch einen Elektromotor getrieben wird. Vor und hinter dem Ballon sind zwei Ventile eingeschaltet, die nur einen Luftstrom in der Richtung der Pfeile zulassen. Von dem Ballon gelangt der Strom zunächst in das Versuchsgefäß *V*, das zweckmäßigerweise aus einem Glaszylinder besteht, der an seinem dem Ballon zugekehrten Ende eine angeschmolzene Glasröhre trägt. Am anderen Ende ist das Gefäß durch einen dreimal durchbohrten Gummistopfen verschlossen. Der Luftstrom muß bei dieser Anordnung durch das ganze Rohr streichen, und es wird vermieden, daß sich CO_2-reiche Luft am Boden ansammelt. Das Gefäß soll nicht zu groß sein, doch darf es das Tier auch nicht beengen. Je nach der Größe des Versuchsobjektes verwendete ich ein Rohr von 4,2 (bzw. 4,7) cm Lichtweite und von 16 (bzw. 28) cm Länge. Vom Versuchsgefäß *V*, das innen mit wenig destilliertem Wasser angefeuchtet wird, gehen drei Röhren ab: zu den Absorptionsröhrchen A_1—A_3, zum Manometer M_1 und zum Manometer M_2. Die Absorptionsgefäße sind mit 50%iger KOH gefüllt und garantieren in ihrer Gesamtheit eine restlose Absorp-

tion der CO_2. Wegen der geringen Menge der erzeugten CO_2 braucht die KOH nicht nach jedem Versuch erneuert zu werden. Hinter den Absorptionsgefäßen ist die Waschflasche *W* mit destilliertem Wasser eingeschaltet, die zusammen mit dem Feuchtigkeitsgehalt in *V* dafür sorgt, daß die Luft im Apparat wasserdampfgesättigt ist. Das Manometer M_1 besteht aus einem U-Rohr, welches als Manometerflüssigkeit mit Su-

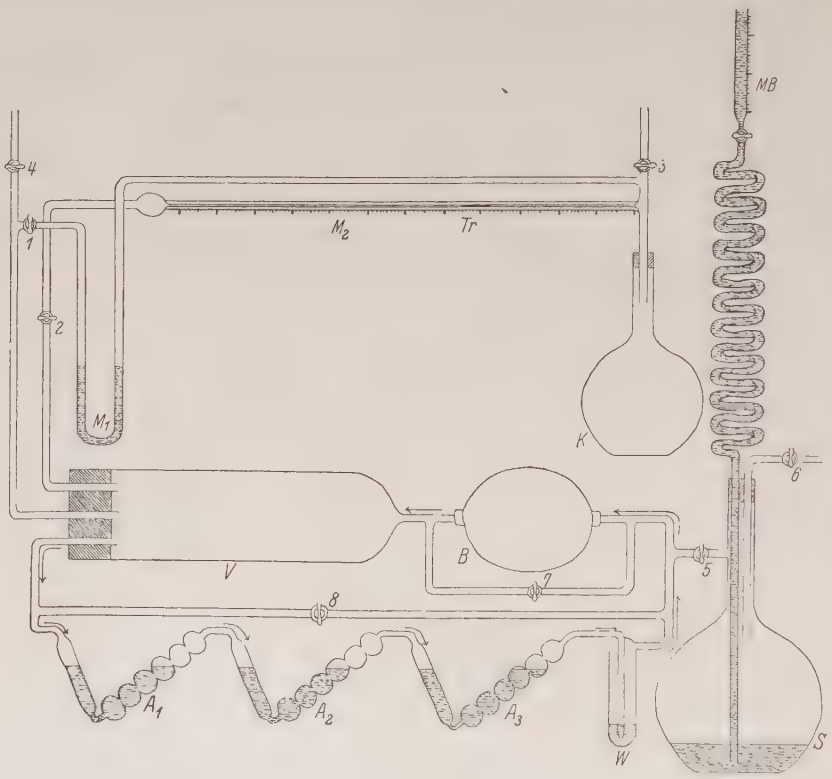


Abb. 49. Schematische Darstellung des Apparates zur Messung des Gaswechsels. Die Pfeile geben die Richtung des Luftstroms während des Vorversuchs und während der Sauerstoffbestimmung an. A_1, A_2, A_3 Absorptionsröhrchen, *B* Ballon, *K* Kompensationsgefäß, M_1, M_2 Manometer, *MB* Mikrobürette, *S* Sauerstoffvorratsflasche, *Tr* Tropfen, *V* Versuchsgefäß, *W* Waschflasche.

dan III gefärbtes Petroleum enthält. Es dient zum groben Ausgleich des bei der Sauerstoffbestimmung auftretenden Unterdruckes; die feinere Einstellung bei der Sauerstoffmessung und die Messung der Druckdifferenz O_2– CO_2 geschieht durch das Manometer M_2, das während des gröberen Ausgleiches durch den Hahn 2 abgesperrt ist. Das Manometer M_2 wird dargestellt durch eine wagrecht liegende Kapillare, die in Millimeter eingeteilt ist. Es enthält einen Tropfen von gefärbtem Pe-

troleum (*Tr*) und ist empirisch auf Kubikzentimeter geeicht: wandert der Tropfen 1 mm, so entspricht dies einer Gasab- bzw. -zunahme von $^1/_{50}$ ccm. Um Barometerschwankungen auszuschalten, sind beide Manometer mit dem Kompensationsgefäß *K* verbunden, das durch Hahn 3 mit der Außenluft kommunizieren kann. Ebenso ist es möglich, den Versuchsraum durch Hahn 4 mit der Luft zu verbinden. Die Sauerstoffvorratsflasche *S* kann durch Öffnen des Hahnes 5 in das eigentliche System eingeschaltet werden. Hahn 6 dient zur Füllung der Flasche aus der Bombe und zur Herstellung von Atmosphärendruck in der Flasche. Beim Druckausgleich wird der Sauerstoff durch Zufließenlassen von destilliertem Wasser aus der Mikrobürette *MB* in das System gedrückt. Da diese außerhalb des Thermostaten angebracht ist, fließt das Wasser zum Temperaturausgleich durch eine 18 cm lange Glasspirale, ehe es in die O_2-Flasche gelangt. Bei der Ablesung des Manometers muß im ganzen System gleicher Druck hergestellt sein; dazu werden Hahn 7 und 8 geöffnet.

Bekanntlich ist bei allen manometrischen Methoden weitgehendste Temperaturkonstanz sehr wesentlich. Die Versuche wurden in einem Thermostaten ausgeführt, der mit Gas geheizt war und einen Toluolthermoregulator besaß[1]. Durch ein Rührwerk wurde das Wasser in ständiger Bewegung gehalten, so daß die Temperatur auf $^1/_{50}°$ konstant war. Alle Teile des Apparates mit Ausnahme der Bürette müssen ganz unter Wasser sein.

Der Gang eines Versuches ist folgender: Nachdem das Tier in das Versuchsgefäß gesetzt ist, wird dieses sorgfältig verschlossen und der Apparat, der an einem Stativ befestigt ist, in den Thermostaten versenkt. Dann schließt man Hahn 1—8 und setzt die Pumpe in Gang. Zum Temperaturausgleich und zur Absorption aller CO_2 im Apparat dient der Vorversuch, der $^1/_2$—$^3/_4$ Stunden dauert. Nach dieser Zeit gibt man etwas Sauerstoff zu (ungefähr so viel, wie erfahrungsgemäß das Tier in der Zeit des Vorversuches verbraucht), dann wird im ganzen System, im Kompensationsgefäß und in der Sauerstofflasche Atmosphärendruck hergestellt und, nachdem Hahn 1—8 wieder geschlossen sind, die Pumpe in Gang gesetzt; der eigentliche Versuch beginnt. Der erste Teil des Hauptversuchs dient zur Sauerstoffbestimmung, die Pumpe ist in Gang, und die Absorptionsröhrchen sind eingeschaltet.

[1] Für die leihweise Überlassung des Thermostaten und einiger anderer technischer Hilfsmittel bin ich Herrn Priv.-Doz. Dr. Fischbeck zu großem Dank verpflichtet, ebenso Herrn Prof. Dr. Meisenheimer für die Erlaubnis, die Versuche im Chemischen Institut ausführen zu dürfen.

Die Richtung des Luftstroms ist in Abb. 49 durch Pfeile angegeben. Nach 15—60 Minuten, in den meisten Fällen nach 30 Minuten, wird die Pumpe abgestellt, Hahn 7 und 8 werden zum Druckausgleich geöffnet, und das Manometer M_1 wird durch Öffnen von Hahn 1 mit dem System in Verbindung gesetzt. Das Manometer zeigt dann Unterdruck an, der dem verbrauchten Sauerstoff entspricht. Jetzt öffnet man Hahn 5 und gibt so viel Wasser aus der Mikrobürette in die Sauerstofflasche zu, bis in M_1 der Nullpunkt fast erreicht ist. Zur ganz genauen Einstellung wird Hahn 2 zum Manometer M_2 geöffnet und dann vorsichtig weiter titriert, bis der Tropfen *Tr* wieder an seinem Nullpunkt angekommen ist. Die Ablesung an der Bürette ergibt den O_2-Verbrauch während des ersten Teiles des Versuchs. — Im zweiten Versuchsteil, der 10—15 Minuten, meist 15 Minuten dauert, wird die Druckdifferenz $\Delta = O_2 - CO_2$ gemessen. Die Kohlensäure wird nicht absorbiert, da die Pumpe in Ruhe ist, und die Hähne stehen wie zu Ende des ersten Teiles des Versuchs. Ist der respiratorische Quotient CO_2/O_2 kleiner als 1, so entsteht ein geringer Unterdruck, welcher der Druckdifferenz Δ entspricht und am Manometer M_2 abgelesen wird. Δ kann, da M_2 empirisch geeicht ist, leicht in Kubikzentimeter umgerechnet werden. Es wird nun angenommen, daß der O_2-Verbrauch in der Zeiteinheit für beide Versuchsteile gleich ist; unter dieser Voraussetzung kann man zur Berechnung von CO_2 pro Zeiteinheit in die Gleichung $\Delta = O_2 - CO_2$ für O_2 den im ersten Versuchsteil gefundenen Wert (pro Zeiteinheit) einsetzen. Für die kurze Dauer der Versuche mag diese Annahme ohne weiteres gestattet sein und bei unveränderten Außenbedingungen sicher den Tatsachen entsprechen (siehe auch Heller 1925).

Die Versuchsergebnisse an einem *Periophthalmus vulgaris*, zwei *P. dipus* und einem *P. schlosseri schlosseri* sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Temperatur des Thermostaten war zwischen 24,5 und 24,92° und entsprach ungefähr der Temperatur des Raumes, in dem die Periophthalmen gehalten wurden. In dem Versuchsgefäß konnte die Hautatmung ungehindert vor sich gehen, und auch die Mund- und Kiemenhöhlenatmung war nicht gehemmt, denn die Kiemenhöhle wurde in normaler Weise aufgebläht.

Der O_2-Verbrauch pro Kilogramm und Stunde schwankt bei *Periophthalmus vulgaris* zwischen 144,8 und 210,82 ccm, bei *P. dipus* zwischen 101,9 und 148,75 ccm und bei *P. schlosseri* zwischen 94,39 und 179,3 ccm; die Kohlensäureabgabe bei *P. vulgaris* zwischen 96,26 und 174,9 ccm, bei *P. dipus* zwischen 75,56 und 119,1 ccm und bei *P. schlosseri* zwischen 64,1 und 133,35 ccm. Zum Vergleich wurden auch bei denselben Tem-

Tabelle 4.

Datum 1928	Art	Gewicht in g	O_2-Verbrauch in ccm proTier/Stde.	O_2-Verbrauch in ccm pro kg/Stde.	CO_2-Abgabe in ccm proTier/Stde.	CO_2-Abgabe in ccm pro kg/Stde.	RQ	Temperatur in °
26. IX.	*Periophthalmus vulgaris* . .	7,21	1,52	210,82	1,26	174,9	0,83	24,55
26 IX.	» » . .	7,21	1,2	166,45	0,92	130,6	0,76	24,7
27. IX.	» » . .	7,21	1,06	146,65	0,87	121,15	0,83	24,65
3. X.	» » . .	7,21	1,12	155,33	0,90	124,82	0,80	24,7
4. X.	» » . .	7,21	1,04	144,8	0,69	96,26	0,66	24,7
21. IX.	*Periophthalmus dipus* . . .	16,4	1,69	103,38	1,28	77,75	0,75	24,7
22. IX.	» » . . .	16.4	2,27	138,55	1,59	97,08	0,70	24,5
25. IX.	» » . . .	16,4	1,69	104,05	1,29	78,66	0,76	24,6
3. X.	» » . . .	16,4	2,10	128,06	1,55	94,34	0,77	24,7
5. X.	» » . . .	16,4	1,67	101,9	1,24	75,56	0,74	24,75
26. IX.	*Periophthalmus dipus* . . .	17,35	2,58	148,75	1,92	110,66	0,74	24,5
27. IX.	» » . . .	17,35	2,19	126,0	2,07	119,1	0,94	24,7
27. IX.	» » . . .	17,35	2,48	142,95	1,96	112,98	0,79	24,7
10. X.	*Periophthalmus schlosseri schlosseri*	109,65	13,64	124,4	10,43	95,12	0,74	24,85
10. X.	*Periophthalmus schlosseri schlosseri*	109,65	10,52	95,95	7,46	68,03	0,71	24,92
11. X.	*Periophthalmus schlosseri schlosseri*	109,65	19,67	179,3	14,62	133,35	0,74	24,82
12. X.	*Periophthalmus schlosseri schlosseri*	109,65	10,35	94,39	7,06	64,40	0,68	24,9
20. IX.	*Rana esculenta*	30,85	3,6	116,7	2,56	82,9	0,71	24,8
21. IX.	» »	30,85	3,5	113,4	2,8	90,8	0,8	24,6

peraturen Messungen an *Rana esculenta* vorgenommen, von denen zwei in der Tabelle angeführt sind. Die Zahlen für O_2-Verbrauch und CO_2-Abgabe pro Kilogramm und Stunde stimmen in ihrer Größenordnung mit den bei *Periophthalmus* gefundenen weitgehend überein. Von den zahlreichen Literaturangaben über quantitative Bestimmung des Gaswechsels bei *Rana* seien zum Vergleich nur die von Dolk und Postma (1927) angeführt (für *R. temporaria* im November bei 24,7 und 24,8° gemessen und auf 0° und 760 mm Druck reduziert): O_2-Verbrauch zwischen 120,8 und 220,7 ccm/kg Std., CO_2-Abgabe zwischen 88,1 und 161,0 ccm/kg Std. (von mir aus Tabelle 2 auf Kilogramm und Stunde umgerechnet).

Der Gasumsatz von Teleosteern, die nur Kiemenatmung haben, kommt ebenfalls dem bei *Periophthalmus* in Luft gemessenen nahe; der Zusammenstellung von Kestner und Plaut (1924) sind folgende Zahlen für den Gaswechsel einiger Acanthopterygier entnommen:

	O_2 ccm pro kg und Stunde	RQ	Temperatur in °
Barsch	78,3	0,93	15,1
Knurrhahn . .	94,5	—	15
Goldbrasse . .	142,0	—	15

Der respiratorische Quotient liegt bei *P. vulgaris* zwischen 0,66 und 0,83, bei *P. dipus* zwischen 0,70 und 0,94, bei *P. schlosseri* zwischen 0,68 und 0,74. Diese Werte weisen auf einen überwiegenden Fett- und Eiweißstoffwechsel der Periophthalmen hin.

Die Versuche ergaben also, daß *Periophthalmus* in feuchter Luft einen normalen Gasumsatz hat, der in seiner Größenordnung dem anderer Teleosteer und der Anuren nahekommt. Diese Tatsache zusammen mit den oben (S. 21 und 22) und in Tabelle 1 festgestellten Beziehungen zwischen Körperoberfläche und Kiemenoberfläche ermöglicht es, etwas auszusagen darüber, ob die Kiemenatmung allein den Gaswechsel bewerkstelligt oder ob akzessorische Atmungsorgane an dem Gasumsatz teilhaben.

Das Oberflächengesetz von Rubner besagt, daß unter gleichen Bedingungen der Stoffwechsel proportional der Körperoberfläche wächst. Als Maß für die Intensität des Gasumsatzes kann nach Pütter (1909) bei aëroben Tieren der Sauerstoffverbrauch dienen. Das Oberflächengesetz drückt daher auch aus, daß der O_2-Verbrauch ungefähr proportional der Körperoberfläche ist, unter sonst ähnlichen Bedingungen.

Andererseits ist jedoch die Atmungsgröße eine Funktion der respiratorischen Oberfläche und dieser direkt proportional, wenn man die etwa verschiedene Intensität der Atembewegungen, des Blutstromes und der Blutversorgung und den Bau des respiratorischen Epithels vernachlässigt.

Da der O_2-Verbrauch der Periophthalmen den Werten bei anderen Teleosteern nahekommt, da jedoch ferner die Kiemenoberfläche von *Periophthalmus* nur ungefähr $^1/_3$ der Körperoberfläche ausmacht, während bei *Scorpaena* und bei *Gobius* diese beiden Größen nahezu gleich sind, so kann die Kiemenatmung bei *Periophthalmus* nicht allein maßgebend sein für die Deckung des O_2-Bedarfs; ein Teil der Atmung muß auf die Tätigkeit der akzessorischen Atmungsorgane zurückzuführen sein. Es darf jedoch nicht der Schluß gezogen werden, daß entsprechend dem obengenannten Verhältnis von Kiemen- und Körperoberfläche die Kiemen bei *Periophthalmus* ungefähr $^1/_3$, die akzessorischen Atmungsorgane $^2/_3$ des Gasumsatzes bewerkstelligen. Denn einmal ist auf Grund der Verschiedenheit des histologischen Baues der Kiemen ein Vergleich der Kiemenatmung von *Periophthalmus* und *Gobius* nicht möglich, und außerdem ist es nicht sicher, ob die Kiemen von *Periophthalmus* überhaupt für Luftatmung tauglich sind, eine Frage, die durch morphologisch-histologische Untersuchungen allein nicht sicher beantwortet werden kann. Hier müßte das Experiment einsetzen; es müßte der Gaswechsel der verschiedenen Atmungsorgane gesondert gemessen werden. Dieses Problem der Trennung der Atmungsbezirke im Respirationsversuch ist bei Amphibien öfters bearbeitet worden (Bohr 1900, Krogh 1904, Dolk und Postma 1927). Da mir nur wenige lebende Tiere zur Verfügung standen, konnte ich leider keine derartigen Versuche anstellen. Jedoch ist auch ohne solche Experimente auf Grund der angedeuteten Überlegungen der Schluß gerechtfertigt, daß die Luftatmung bei *Periophthalmus* zum größten Teil durch die akzessorischen Atmungsorgane erfolgt.

Die wichtigsten histologischen und morphologischen Befunde, die sich im Verlauf der Untersuchung bei den verschiedenen *Gobiiformes* ergaben, sind in Tabelle 5 zusammengestellt. An Hand dieser Übersicht soll nun geprüft werden, ob bei diesen Arten Organisation und Lebensweise in einem bestimmten Abhängigkeitsverhältnis stehen, wie sich die akzessorischen Atmungsorgane der *Gobiiformes* zu ähnlichen Anpassungserscheinungen in der Wirbeltierreihe verhalten und ob Übergänge zwischen den einzelnen Formen in bezug auf ihre Atmungsorgane festzustellen sind.

Ta-

	Arten	Kiemen	Akzessorische Atmungsorgane			
			Epithelien der			
			Haut	Mundhöhle	Kiemenhöhle	Kiemenbogen
1.	*Gobius auratus*	normal	normal	normal	normal	normal
2.	» *panizzae*					
3.	» *jozo*					
4.	» *ornatus*					
5.	» *xanthozoma*					
6.	» *IX*					
7.	*Gobius caninus*	normal	normal	Kapillarnetz an d. Basis des Epithels	normal	normal
8.	» *III*					
9.	» *IV*					
10.	» *V*					
11.	» *II*		Kapillarnetz an d. Basis d. Epidermis			
12.	*Apocryptes lanceolatus*	normal	Kapillarnetz an d. Basis d. Epidermis	Kapillarnetz an d. Basis d. Epithels	Kapillarnetz an d. Basis d. Epithels	normal
13.	*Amblyopus brachygaster*	Lamellen mit Schleimdrüsen	Kapillarnetz an d. Basis d. Epidermis	vascularis. Epithel i. e. S.	vascularis. Epithel	Kapillarnetz an d. Basis des Epithels
14.	*Trypauchen vagina*	Lamellen mit Körnerdrüsen	Kopfhaut mit Papillen	Kapillarnetz an d. Basis d. Epithels		
15.	*Boleophthalmus viridis*	normal	Papillen, teilweise m. vascular. Epith. bedeckt	vascularis. Epithel	vascularis. Epithel	normal
16.	*Boleophthalmus boddaerti*		Papillen, stets mit vascular. Epithel bedeckt			
17.	*Periophthalmus koelreuteri fuscatus*	Lamellen modifiziert: Typ I	Epidermis vascularisiert i. e. S.	Kapillarnetz an d. Basis d. Epithels	vascularis. Epithel, teilweise i. e. S.	Kapillarnetz an d. Basis des Epithels
18.	*Periophthalmus argentilineatus*					
19.	*Periophthalmus dipus*			vascularis. Epithel		
20.	*P. vulgaris* (Stammform)					
21.	*P. vulgaris* (meiste Rassen)			sehr schwach ausgebildetes Kapillarnetz im Corium	vascularis. Epithel	
22.	*P. vulgaris* (2 Rassen von Dobo)	Lamellen modifiziert: Typ II				normal
23.	*P. cantonensis cantonensis*					
24.	*P. chrysospilos*					
25.	*P. schlosseri schlosseri*	Lamellen verwachsen: Typ III		vascularis. Epithel i. e. S.	vascularis. Epithel i. e. S.	vascularis. Epithel i. e. S.
26.	*P. schlosseri argentiventralis*					

Bemerkung: Über Kiemen »Typ I, II und III« s. S. 15—19;

belle 5.

Morphologie der Kiemenhöhle	Verschluß der Mundhöhle	Zuführendes Gefäß der Pseudobranchie	Arter. f. d. later. Haut d. Kopfes u. d. Innenfl. d. Operc.	Bulbus	Bemerkungen
normal	normal	— n. Salmo-Typ — — — —	— keine — — — —	Septen dünn	in reinem, O_2-reichem Wasser in schlammigem Bachbett schlammiger Strand
normal	normal	— — — — —	— — — — —	Septen verdickt	auf Schlammgrund Bach bei Ebbe in Resttümpeln der Buschmangrove
—	—	—	—	Septen dünn	auf Schlammgrund, stets im Wasser
—	—	— —	— —	Septen stark verdickt	in bei Ebbe trockenfallendem Schlamm
normal	Verkürzung d. Maxillar- und Mandibularklappen, akzessorische Falten	nach Esox-Typ nach Gadus-Typ	entspringen v. d. A. hyomandibularis u. v. d. A. subclavia	Septen dünn	Zone III, 3 Std. tägl. nicht überspült, Schlamm Zone II, 3 Std. tägl. überspült, Schlamm
dorsale Ausweitung d. Rachenhöhle. 1. Kiemenbogen teilweise durch Membran mit der Rachenwand verbunden	Verkürzung d. Maxillar- und Mandibularklappen; stark ausgeprägte akzessorische Falten	nach Gadus-Typ — — — nach Salmo-Typ — — nach Salmo-Typ nach Salmo-Typ —	entspringen von der A. subclavia — — — entspringen von der A. subclavia — — entspringen von der A. subclavia entspringen von der A. subclavia —	Septen stark verdickt Septen mit Wülsten u. sekundären Septen Septen stark verdickt Septen mit Wülsten u. sekundären Septen	Sandstrand Schlammiger Strand Süßwasser, zus. mit Fröschen ökologisch am stärksten ans Landleben angepaßt in Krüppelmangrove Sandstrand oder Mangrove Mangrove Zone I u. II, stark a. Landleben angepaßt

über »vascularisiertes Epithel« und »vascularisiertes Epithel i. e. S.« s. S. 30 und 31.

Die Kiemen werden meist mit steigender Anpassung ans Landleben immer stärker modifiziert. Daß jedoch bei schlamm- und landlebenden Formen die Kiemen auch in ihrer normalen Ausbildung bestehen bleiben können, zeigen *Boleophthalmus viridis* und *Boleophthalmus boddaerti*, von denen besonders der letztere zu einem ausgesprochenen Feuchtlufttier geworden ist. Beginnende Abwandlung weisen die Kiemenlamellen von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* auf. Es ist bemerkenswert, daß bei diesen Arten, die eine ähnliche Lebensweise haben, die Modifikation der Kiemen etwa dasselbe Ausmaß erlangt hat, wenn auch in verschiedener Richtung. Innerhalb der Gattung *Periophthalmus* findet sich die höchste Differenzierung der Kiemen nur bei *P. schlosseri*, der zu den ökologisch am stärksten landangepaßten Formen gehört. Dagegen sind die Kiemen von *P. vulgaris*, einem Rassenkreis, der nach Harms (1928) am weitesten ans Landleben angepaßt ist, viel weniger spezialisiert. Es ist also in diesem Fall nicht möglich, die Ausbildung der Kiemen in Parallele zu setzen mit dem Grad der Anpassung in der Lebensweise, während dagegen bei einem Vergleich von *P. koelreuteri*, *P. dipus* oder *P. chrysospilos* mit *P. schlosseri* sowohl Kiemen als auch ökologische Anpassung sich im gleichen Sinn verändern.

Während die Kiemen nur bei den höchst differenzierten Gattungen abgeändert werden, treten akzessorische Atmungsorgane bei allen denjenigen *Gobiiformes* auf, die zu Schlamm- oder Landtieren geworden sind, außerdem jedoch schon bei einigen *Gobius*-Arten und bei *Apocryptes lanceolatus*, die nie das Wasser verlassen (Tabelle 5, Zeile 7—12). Diese Tatsache erscheint auf den ersten Blick merkwürdig. Wenn man sich jedoch vergegenwärtigt, daß gerade diejenigen Formen, die in schlammigem Wasser, zum Teil in kleinen, bei Ebbe zurückbleibenden Tümpeln leben, eine beginnende Mundhöhlen- oder Hautatmung aufweisen, während andere *Gobius*-Arten, die in klarem Wasser und auf sandigem Grund leben, keine Spur davon zeigen, so liegt der Schluß nahe, daß wir es hier mit einer besonderen Anpassungserscheinung zu tun haben[1].

Die Frage, wie diese im Lauf der Phylogenese entstanden ist, ist nicht ohne weiteres zu beantworten. Es ist ja bekannt, daß viele Fische in schlecht durchlüftetem Wasser an die Oberfläche kommen und Luft schnappen. So wäre es möglich, daß sich im Anschluß an diese »Notatmung« (Winterstein 1921), wobei zunächst Luftblasen in die Mund-

[1] Allerdings zeigen nicht alle in schlammigem Wasser lebenden *Gobius*-Arten eine Mundhöhlenatmung (so *G. xanthozoma* und *G. IX*), aber das besagt nichts dagegen, daß sich eine solche auf Grund der verschlechterten Atmungsbedingungen herausgebildet haben könnte.

höhle aufgenommen werden, eine stärkere Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut herausbildet. In ähnlicher Weise kann die Haut, die ja stets, wenn auch in geringem Maße, an der Atmung beteiligt ist, stärker durchblutet werden (siehe dafür *Gobius II* und *Apocryptes lanceolatus*). Zuerst bildet sich bei beginnender Haut- oder Mundhöhlenatmung in allen Fällen ein Kapillarnetz an der Basis des Epithels aus. Wenn ein solches einmal besteht, dann ist es sehr wohl denkbar, daß infolge von immer stärkerer funktioneller Beanspruchung dieses Organs die Ausdehnung des Kapillarnetzes mehr und mehr zunimmt und daß schließlich eine Vorwölbung des Epithels eintritt. Hierbei kann entweder die Gefäßschlinge in einer Coriumpapille gegen die Epidermis vordringen (so in der Haut von *Boleophthalmus* und in etwas anderer Ausbildung auch bei *Trypauchen vagina*), oder das Kapillarnetz buchtet das Epithel von unten her ein, so daß nur eine dünne Zellage das Gefäß vom Außenmedium trennt. Diese Ausbildung ist in Tabelle 5 als »vascularisiertes Epithel« bezeichnet und wurde in der Gruppe der *Gobiiformes* von verschiedenen Arten unabhängig erworben, so von *Boleophthalmus viridis* und *B. boddaerti*, von *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* und von mehreren *Periophthalmus*-Arten. Die höchste Differenzierung ist dann erreicht, wenn die Kapillaren sich zwischen den Epithelzellen verzweigen; dieses »vascularisierte Epithel i. e. S.« findet sich in der Mundhöhle von *Amblyopus brachygaster*, in der Haut bei sämtlichen *Periophthalmus*-Arten, in der Mund- und Kiemenhöhle und auf den Kiemenbögen jedoch nur bei *P. chrysospilos* und *P. schlosseri*.

Daß auch mit der Ausbildung der akzessorischen Atmungsorgane der Grad der Landanpassung in der Lebensweise nicht parallel gehen muß, zeigt wiederum das Beispiel von *P. vulgaris*: Diesem Rassenkreis sowie *P. cantonensis cantonensis* fehlt im Gegensatz zu allen anderen *Periophthalmus*- und *Boleophthalmus*-Arten die Mundhöhlenatmung[1]. Eine Erklärung hierfür ist nicht ohne weiteres zu finden. Am ehesten wäre noch denkbar, daß bei *P. vulgaris*, der durchweg relativ klein ist, die Hautatmung einen größeren Teil des Gaswechsels bewältigen kann als bei den übrigen Arten, da mit Verringerung der Körpergröße die Oberfläche im Verhältnis zur Masse wächst. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß auch *P. argentilineatus*, eine Form, die neben Haut- und Kiemenhöhlenatmung ein vascularisiertes Mundhöhlenepithel besitzt, verhältnismäßig klein bleibt.

[1] Eine Ausnahme macht nur *P. vulgaris* »Stammform«, die zusammen mit *P. chrysospilos* lebt und auch in der Mundhöhle ein vascularisiertes Epithel besitzt.

Die akzessorischen Atmungsorgane der *Gobiiformes* finden in der Wirbeltierreihe manches Analoge, sowohl bei den Teleosteern als auch bei den Amphibien. Morphologisch lassen sich die akzessorischen Atmungsorgane in der Mundrachenhöhle der *Gobiiformes* am ehesten vergleichen mit denen von *Ophiocephalus* (Rauther 1910). Dagegen sind die akzessorischen Atmungsorgane von *Saccobranchus*, *Clarias*, *Anabas*, *Amphipnous* sowie diejenigen der Labyrinthfische auf ganz andere Weise entstanden: sie sind entweder als flächenhaft ausgebildete Komplexe von Kiemenblättchen aufzufassen oder als »Kiemenhöhlenlungen«, oder endlich sind sie aus dorsalen Gruppen von Kiemenblättchen zusammengesetzt (siehe dafür besonders Rauther 1910 und ferner Das 1928). In bezug auf die Einschaltung der akzessorischen Atmungsorgane in den Kreislauf kommen bei den Teleosteern zweierlei Modi vor: entweder ist die Blutversorgung analog der der Kiemen (so z. B. bei *Clarias* und *Saccobranchus*), oder aber das arterielle Blut von den akzessorischen Atmungsorganen ergießt sich in Venen, besonders in die Jugularvenen; das Herz ist also gemischt (so bei *Amphipnous* und *Monopterus* [Hyrtl 1858] und in ausgedehntem Maße bei den *Gobiiformes*). Schon Hyrtl (1858) weist auf die große Ähnlichkeit eines solchen Kreislaufes mit dem der Amphibien hin. Diese Analogie mit den Amphibien ist auch bei den *Gobiiformes* vorhanden, und zwar nicht nur für den Kreislauf, sondern auch in bezug auf die morphologisch-histologische Ausgestaltung der Atmungsorgane. So ist für verschiedene Urodelen und Anuren eine Haut- und Buccopharyngealatmung sichergestellt. Leydig z. B. (1876 und 1879, zusammengefaßt 1898) beobachtete bei *Menopoma giganteum* und *Pleurodeles Waltlii* sowie bei *Salamandra maculosa* enge Beziehungen zwischen Blutkapillaren und Epidermis, und Maurer (1897 und 1898) stellte eine starke Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut für einige Anuren und Urodelen sowie eine Vascularisation der Epidermis zur Zeit der Metamorphose bei Anuren fest. In noch höherem Maße kommt für die lungenlosen Salamandrinen die Buccopharyngeal- und Hautatmung, ferner Oesophagealrespiration in Betracht (siehe dafür besonders Bethge 1898 und Seelye 1906). Hier ist die Ähnlichkeit mit den *Gobiiformes* besonders auffallend: in beiden Fällen kann der Gaswechsel ausschließlich bewerkstelligt werden durch die Haut- und die von ihr nicht prinzipiell verschiedene Mundhöhlenatmung, die im Gegensatz zu der höher entwickelten, aber auch stärker spezialisierten Kiemen- und Lungenatmung nicht nur in einem bestimmten Medium funktionsfähig sind, sondern sowohl in Wasser als auch in Luft wirksam sein können.

Dadurch ist ein wesentlicher Faktor gegeben, der die Entstehung von Land- aus Wasserformen ermöglicht. Es wurde ja oben gezeigt, daß auch reine Wasserformen schon eine beginnende Haut- bzw. Mundhöhlenatmung haben können, und die Möglichkeit wurde erwogen, wie eine solche zuerst entsteht. Sobald einmal akzessorische Atmungsorgane, wenn auch nur in primitiver Ausbildung, bei im Wasser lebenden Arten vorhanden sind, ist es diesen im Lauf der Phylogenie möglich, zeitweise außerhalb des Wassers zu leben und sich unter dem Zwang von veränderten Umweltbedingungen mehr und mehr an ein amphibisches Dasein anzupassen. Nach Harms (1928) ist diese »consecutive Adaption« auch heute noch im Gange in denjenigen Gebieten, in denen sich die Umwelteinflüsse dauernd ändern. Es fragt sich nun, ob auf Grund der Atmungsorgane sich irgendwelche Anhaltspunkte finden lassen darüber, ob für heute lebende Arten der Familie *Gobiiformes* die Möglichkeit eines genetischen Zusammenhangs gegeben ist. Selbstverständlich wäre zu einer sicheren Entscheidung dieser Frage die Einbeziehung auch der übrigen Organsysteme nötig. Für eine phylogenetische Reihe müßte dann eine gleiche Kontinuität sämtlicher Organsysteme gefordert werden; die morphologische Anpassung dürfte nicht bloß in bezug auf ein Organ als phylogenetische Reihe erscheinen, für ein anderes Organ jedoch keine entsprechende Gesetzmäßigkeit aufweisen. Mit anderen Worten: es dürften keine Spezialisationskreuzungen auftreten.

Auch wenn hier nur die Atmungsorgane und der Blutkreislauf verglichen werden können, so läßt sich in manchen Fällen trotzdem wenigstens soviel aussagen: entweder sind Spezialisationskreuzungen vorhanden, eine consecutive Adoption ist daher ausgeschlossen; oder: in den morphologischen Anpassungen dieser Organe besteht eine Kontinuität, eine consecutive Adaption ist daher eher möglich, jedoch nicht bewiesen. Einen Beweis könnten hier nur das Vorhandensein von Übergangsformen und eine experimentelle Beeinflussung erbringen. Wenn daher im Folgenden für einige Fälle die Möglichkeit einer consecutiven Adaption festgestellt wird, so geschieht das nur auf Grund der bisher vorliegenden Tatsachen. Man muß sich bewußt sein, daß weitere morphologische oder experimentelle Befunde eine solche Möglichkeit beseitigen können.

Unmöglich erscheint es, daß sich *Periophthalmus* durch consecutive Adaption aus *Boleophthalmus* entwickelt hat, obgleich ökologisch zwischen diesen beiden Gattungen Übergänge bestehen. Denn die Haut von *Boleophthalmus* weist eine so eigenartige Differenzierung auf, daß ein genetischer Zusammenhang mit den Periophthalmen, deren Haut eben-

falls weit, jedoch in ganz anderer Richtung spezialisiert ist, undenkbar ist. Außerdem sind wesentliche Unterschiede zwischen *Boleophthalmus* und *Periophthalmus* in der Blutversorgung der Pseudobranchie und der akzessorischen Atmungsorgane vorhanden. Es liegt hier also für die ähnlich ausgebildeten Organe nur Convergenz und nicht Descendenz vor. — Eine Herleitung von *B. boddaerti* aus *B. viridis* wäre auf Grund der Ausbildung der Hautpapillen wohl möglich und auch ökologisch begründet. Jedoch ist *B. viridis* in bezug auf die Arteria hyomandibularis und die Gefäßversorgung der Pseudobranchie nach dem Esoxtyp verschieden von *B. boddaerti*, und die Annahme eines Überganges vom Gadustyp zum Esoxtyp der Pseudobranchiengefäße ist nicht berechtigt.

Eine Ableitung der Periophthalmen von so eigenartig spezialisierten Schlammformen wie *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* kommt überhaupt nicht in Frage. Dagegen ist ein Zusammenhang von *Periophthalmus* und solchen *Gobius*-Arten, die eine beginnende Mundhöhlen- oder Hautatmung besitzen, wahrscheinlich. Ob zu heute lebenden *Gobius*-Arten eine genetische Beziehung besteht, ist nicht sicher festzustellen. Jedenfalls aber stammen die Periophthalmen von *Gobius*-artigen Formen her, denen von den untersuchten *Gobius*-Arten die in Tabelle 5, Zeile 7—11 genannten am nächsten stehen dürften. Durch weitere Ausbildung des Kapillarnetzes an der Basis der Epidermis und des Mundhöhlenepithels sowie durch stärkere Verdickung der Bulbussepten wäre sehr wohl ein Übergang zu einer *Periophthalmus*-ähnlichen Form möglich. Nur *P. cantonensis cantonensis* und *P. vulgaris* (mit Ausnahme von *P. vulgaris* »Stammform«) können sich wahrscheinlich nicht von solchen *Gobius*-Arten ableiten, bei denen die Durchblutung der Mundhöhlenschleimhaut stärker ist als bei jenen; denn mit einer rückläufigen Entwicklung dieses Organs darf man wohl schwerlich rechnen. *P. vulgaris* und *P. cantonensis cantonensis* fallen daher in morphologischer Hinsicht aus einer solchen Reihe heraus. Man muß annehmen, daß diese Arten sich von solchen *Gobius*-ähnlichen Formen abgeleitet haben, die wohl eine beginnende Hautatmung, jedoch keine Mundhöhlenatmung besaßen. Auf Grund des biogenetischen Gesetzes und der Ontogenie von *P. vulgaris* hätte bei der Urform zunächst eine Hautatmung bestanden; später wären die Kiemen und das Kiemenhöhlenepithel und zuletzt der Bulbus modifiziert worden.

Auch für *Boleophthalmus* kann eine Entstehung aus *Gobius*-ähnlichen Vorfahren angenommen werden. Jedoch ist es nicht angängig, *B. viridis* und *B. boddaerti* auf einen der von mir untersuchten recenten *Gobius*-Arten zurückzuführen, da bei den *Gobius*-Arten mit Haut- oder

Mundhöhlenatmung die Bulbussepten verdickt sind, während sie bei *Boleophthalmus* noch viel primitiver gebaut sind. Es wäre daher in diesem Fall die gleichsinnige Entwicklung zweier Organe nicht gewahrt. *Boleophthalmus* muß vielmehr von einer Urform mit primitiver Haut- und Mundhöhlenatmung und mit unverdickten Bulbussepten abgeleitet werden. Unter den von mir untersuchten *Gobiiformes* ist in bezug auf diese Organe nur *Apocryptes lanceolatus* so gebaut. Um jedoch eine genetische Beziehung zu *Boleophthalmus* sicherzustellen, müßten selbstverständlich auch die anderen Organsysteme sich gleichsinnig ändern.

Die weit spezialisierten Schlammformen *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* könnten ebenfalls durch consecutive Adaption aus *Gobius*-artigen Stammformen entstanden sein, und zwar in konvergenter Weise; denn trotz der gleichgerichteten Anpassung in der Lebensweise sind die morphologischen Anpassungen sehr verschiedenartig (so z. B. bei den Kiemen, der Haut und dem Mundhöhlenepithel), so daß diese beiden Arten nicht direkt genetisch zusammenhängen können.

Wichtig wäre es festzustellen, ob sich auf Grund der Morphologie der Atmungsorgane die stark angepaßten *Periophthalmus*-Arten aus weniger weit landangepaßten Periophthalmen durch consecutive Adaption entwickelt haben könnten. Für *P. vulgaris* und *P. cantonensis cantonensis* fällt eine Genese aus einer der anderen untersuchten *Periophthalmus*-Arten aus den obengenannten Gründen von vornherein weg. Auch die hochdifferenzierten Arten wie *P. chrysospilos* und *P. schlosseri* aus ökologisch und morphologisch weniger angepaßten Arten, wie z. B. *P. koelreuteri*, abzuleiten, ist nicht möglich, da die äußeren morphologischen Unterschiede zu groß sind. Ebenso würde dabei *P. koelreuteri fuscatus* in bezug auf das zuführende Pseudobranchiengefäß aus dem Rahmen fallen, wenn auch ein Übergang vom Gadustyp zum Salmotyp der Pseudobranchienversorgung eher anzunehmen ist als umgekehrt, da der Carotisast der Arteria afferens pseudobranchialis ohnehin schwach ausgebildet ist.

Über die phylogenetische Ableitung von *P. schlosseri schlosseri* können ebenfalls die Ausbildung der Atmungsorgane und auch ihre Ontogenie keinen genügenden Aufschluß geben. Zwar sind sowohl die Kiemen wie die akzessorischen Atmungsorgane und der Bulbus im Verlauf der Entwicklung sehr denen von *P. vulgaris* ähnlich. Es geht jedoch bei *P. schlosseri* mit der morphologischen Spezialisierung keine weitere Landanpassung im Vergleich zu *P. vulgaris* parallel, so daß eine Entstehung von *P. schlosseri* aus heute lebenden *P. vulgaris*-Rassen nicht möglich erscheint. Wohl aber wäre auf Grund des morphologischen

Vergleiches mit der Ontogenie denkbar, daß sich aus einer *P. vulgaris*-ähnlichen Stammform einmal die verschiedenen *P. vulgaris*-Rassen und andererseits *P. schlosseri* entwickelt haben könnte. Bei den ersteren unterblieb, wohl infolge ihrer relativen Kleinheit, eine größere morphologische Weiterdifferenzierung der Atmungsorgane; es folgte jedoch eine starke Anpassung ans Landleben. Bei der zu *P. schlosseri* führenden Reihe wurden dagegen infolge des Größenwachstums die Atmungsorgane immer mehr spezialisiert, und es wurde ebenfalls eine weitgehende, wenn auch nicht so starke Landanpassung erreicht. Doch sind die morphologischen Unterschiede zwischen *P. schlosseri* und *P. vulgaris* so groß, daß sie ganz und gar gegen diese ontogenetische, sich nur auf einige Merkmale beziehende Überlegung sprechen.

So sind nicht nur zwischen den verschiedenen Gattungen der *Gobiiformes*, die unabhängig voneinander zu Feuchtlufttieren geworden sind, Convergenzen zu beobachten, sondern auch in der Gattung *Periophthalmus* selbst dürften sich verschiedene Arten in convergenter Weise ans Landleben angepaßt haben.

Zusammenfassung.

1. Die Musculi adductores der Kiemenblätter sind bei *Periophthalmus koelreuteri fuscatus* schwächer entwickelt als bei *Gobius auratus*.

2. Die Kiemenlamellen der *Gobiiformes* setzten sich von innen nach außen aus folgenden Anteilen zusammen: den Pilasterzellen, einer feinen Bindegewebsmembran und dem stets einschichtigen Oberflächenepithel.

3. Während bei *Gobius*, *Apocryptes lanceolatus* und *Boleophthalmus* das Lamellenepithel aus flachen Deckzellen besteht, enthält es bei *Amblyopus brachygaster* und *Trypauchen vagina* außerdem Schleimzellen bzw. acidophile Körnerdrüsen.

4. Das Epithel der Kiemenlamellen von *Periophthalmus* ist durch das Vorhandensein von Schleimzellen, Körner- und eingesenkten Eiweißdrüsen stark verdickt; dadurch wird die Gefahr der Austrocknung und des Zusammenfallens der Lamellen herabgesetzt. Bei *Periophthalmus schlosseri* sind die Lamellen verwachsen, und Spalträume zwischen ihnen ermöglichen ein kapillares Festhalten von Wasser.

5. Die Kiemenoberfläche ist, verglichen mit der Körperoberfläche, bei schlamm- und besonders bei landlebenden *Gobiiformes* kleiner als bei denjenigen Arten, die im Wasser leben.

6. Haut, Epithel der Mund- und Kiemenhöhle und der Kiemenbögen können bei einigen *Gobiiformes* als akzessorische Atmungsorgane funktionieren.

a) Ein subepidermales Kapillarnetz wurde nachgewiesen bei *Gobius II*, *Apocryptes lanceolatus* und *Amblyopus brachygaster*. Bindegewebspapillen, welche die Epidermis von unten her einwölben und die mit Kapillarschlingen oder -netzen versehen sind, kommen in der Haut von *Trypauchen vagina*, *Boleophthalmus viridis* und *Boleophthalmus boddaerti* in wechselnder Ausgestaltung vor. Die Epidermis von *Periophthalmus* enthält zwischen den Deckschichten ein echtes intraepitheliales Kapillarnetz.

b) Die Epithelien der Mund- und Kiemenhöhle und der Kiemenbögen zeigen eine verschieden stark ausgebildete Blutversorgung: Entweder ist ein subepitheliales Kapillarnetz in den obersten Coriumschichten vorhanden (z. B. in der Mundhöhlenwand von *Gobius caninus* und *Periophthalmus koelreuteri fuscatus*), oder die Kapillaren buchten das Epithel von unten her ein (z. B. Mund- und Kiemenhöhlenwand von *Boleophthalmus*), oder das Gefäßnetz verläuft zwischen den Epithelzellen, losgelöst von der bindegewebigen Grundlage (z. B. *Periophthalmus schlosseri*).

7. Der Nasensack ist bei *Boleophthalmus* und besonders bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Gobius* vergrößert. Eine respiratorische Bedeutung dürfte ihm nicht zukommen.

8. Bei *Periophthalmus* ist der erste Kiemenbogen teilweise durch eine Hautfalte, die zur Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche dient, mit der Rachenwand verwachsen.

9. Das maxillare und das mandibulare Mundsegel ist bei *Boleophthalmus* und besonders bei *Periophthalmus* im Vergleich zu *Gobius* verkleinert. Dagegen sind akzessorische Falten der Mundhöhlenschleimhaut hinter den Mundsegeln vorhanden, die möglicherweise zum kapillaren Festhalten von Wasser und zum besseren Verschluß der Mundhöhle dienen. Die Opercularspalte ist bei schlamm- und landlebenden Arten enger als bei wasserlebenden.

10. Die akzessorischen Atmungsorgane von *Boleophthalmus viridis* und *boddaerti* und *Periophthalmus schlosseri schlosseri*, *vulgaris*, *chrysospilos* und *koelreuteri fuscatus* werden durch Äste der Carotiden, der Arteria hyomandibularis, hypobranchialis, subclavia und der Segmentalarterien mit Blut versorgt. Die abführenden Gefäße münden in die Cardinalvenen, in die Vena jugularis inferior, Vena subclavia oder direkt in den Sinus venosus. Das Herz enthält gemischtes Blut.

11. Bei *Amblyopus brachygaster* sind an den Seiten des Körpers in je einem dorsalen und einem ventralen Feld subcutane Venennetze vorhanden, in welche die abführenden Gefäße der Haut einmünden.

12. Die Wand des Bulbus arteriosus zeigt bei den Arten der Familie *Gobiiformes* wechselnde Dicke und verschiedene Differenzierung der Längssepten.

13. Die Genese der Hautpapillen von *Boleophthalmus boddaerti* wurde verfolgt.

14. Jungfische von *Periophthalmus vulgaris* in der Metamorphose haben zunächst Kiemen wie *Gobius*; erst im weiteren Verlauf der Metamorphose bilden sich Drüsenzellen im Lamellenepithel, zuerst an der Basis der Lamellen aus; gleichzeitig wird das Kiemenhöhlenepithel vascularisiert, während die Durchblutung der Epidermis sich schon vorher herausgebildet hat. Die Wand des Bulbus arteriosus und dessen Septen verdicken sich gegen Ende der Metamorphose.

15. *Periophthalmus schlosseri schlosseri* durchläuft in der Ontogenese in bezug auf die Atmungsorgane ein *Periophthalmus vulgaris* ähnliches Stadium.

16. Der O_2-Verbrauch und die CO_2-Abgabe in feuchter Luft wurde bei *Periophthalmus vulgaris*, *dipus* und *schlosseri schlosseri* gemessen; es ergaben sich dabei Werte von derselben Größenordnung wie bei anderen Teleosteern und bei den Anuren.

Literaturverzeichnis.

Abderhalden, E., 1926: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. IV, Teil 10.

Allen, W. F., 1905: The blood-vascular System of the Loricati, the mail-cheeked Fishes. Proc. Wash. Acad. Sc. 7.

Allis, E. P. jun., 1912: The pseudobranchial and carotid Arteries in Esox, Salmo and Gadus, together with a description of the Arteries in the Adult Amia. Anat. Anz. 41.

Anitschkow, N. und Pawlowsky, E. N., 1923: Über die Hautpapillome bei Gobius und ihre Beziehungen zur normalen Struktur der Fischhaut. Zeitschr. f. Krebsforsch. 20.

Arcangeli, A., 1928: Capillari sanguigni in epitheli. Monit. zool. ital. 39.

Babák, E., 1921: Die Mechanik und Innervation der Atmung. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. 1, 2. Jena.

Berrill, N. J., 1925: The Development of the Skull in the Sole and the Plaice. Quart. Journ. micr. Sc. 69.

Bethge, E., 1898: Das Blutgefäßsystem von Salamandra maculosa, Triton taeniatus und Spelerpes fuscus; mit Betrachtungen über den Ort der Atmung beim lungenlosen Spelerpes fuscus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63.

Biedermann, W., 1928: Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. III. Teil. Erg. d. Biol. 3.

Biétrix, E., 1895: Etude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du système circulatoire, à propos du réseau branchial des poissons. Thèse méd. Paris.

Bohr, C., 1900: Über die Haut- und Lungenatmung der Frösche. Skand. Arch. f. Physiol. 10.

Bozza, G., 1928: A proposito dei così detti »epitheli vascolarizzati«. Arch. ital. Anat. 25.

Burne, R. H., 1909: The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. Proc. Zool. Soc. London.

Catania, V., 1928: Alcune considerazioni sui cosidetti vasi intraepitheliali e sui rapporti tra connettivo ed epithelio in tessuti normali e patologici. Arch. ital. Anat. 25.

Cohnheim, O., 1910: Ein Respirationsapparat für isolierte Organe und kleine Tiere. Zeitschr. physiol. Chem. 69.

Cuénot, L., 1912: Les néphrophagocytes du cœur des poissons osseux. Zool. Jahrb. Suppl. 15. Bd. 3.

Cuvier, G. und Valenciennes, A., 1837: Histoire naturelle des poissons. Vol. 12. Paris.

Das, B. K., 1928: The Bionomics of certain Air-breathing fishes of India, together with an account of the Development of their Air-breathing Organs. Phil. Tr. Roy. Soc. London. Bd. 216.

Dietz, P. A., 1914: Beiträge zur Kenntnis der Kiefer- und Kiemenbogenmuskulatur der Teleosteer. I. Die Kiefer- und Kiemenbogenmuskeln der Acanthopterygier. Mitt. Zool. Stat. Neapel. 22.

Dolk, H. E. und Postma, N., 1927: Über die Haut- und Lungenatmung von Rana temporaria. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. C: Zeitschr. f. vergl. Physiol. 5.

Eggert, B., 1928: Bestimmungstabelle und Beschreibung der Arten der Familie Periophthalmus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 133.

Eigenmann, C., 1909: Cave vertebrates of America. Washington.

Faussek, V., 1902: Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien. Arch. mikr. Anat. 60.

Ferrari, A., 1927: Materiali per la conoscenza delle pseudobranchie nei teleostei. Pubbl. Staz. zool. Napoli. 8.

Franz, V., 1920: Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden. Zool. Jahrb., Abt. Anat. 42.

Gegenbaur, C., 1891: Über den Conus arteriosus der Fische. Morph. Jahrb. 17.

Goette, A., 1901: Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool. 69.

Granel, F., 1926: Signification morphologique et fonctionelle de la pseudobranchie des poissons. C. R. Acad. Sc. 182.

— 1927: La pseudobranchie des poissons. Arch. d'anat. microsc. 23.

Grassi, G. B., 1914: Funzione respiratoria delle cosidetta Pseudobranchie dei Teleostei ed altri particolari intorno ad esse. Bios. Vol. 2. Fasc. 1. (Zitiert nach Granel 1927.)

Groebbels, F., 1926; s. Abderhalden.

Haddon, 1889: Caudal Respiration in Periophthalmus. Nature. 39.

Harms, J. W., 1928: Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. Zeitschr. f. wiss. Zool. 133.

Heller, J., 1925: Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten. II.Mitt. Ein Respirationsapparat zur Untersuchung des Gaswechsels kleiner Tiere. Biochem. Zeitschr. 165.

Hickson, S. J., 1889: A naturalist in North Celebes. London.

Hilzheimer und Haempel, 1913: Handbuch der Biologie der Wirbeltiere.

Hintzsche, E., 1930: Blutgefäße im Epithel der Fossa navicularis des Menschen. Jahrb. f. Morph. 2. Abt. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forsch. 19.

Hyrtl, J., 1858: Über den Amphibienkreislauf von Amphipnous und Monopterus. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. 14.

Joel, A., 1919: Über den Einfluß der Temperatur auf den Sauerstoffverbrauch wechselwarmer Tiere. Zeitschr. f. physiol. Chem. 107.

Joseph, H., 1898: Einige Bemerkungen zu F. Maurers Abhandlung »Blutgefäße im Epithel«. Arch. mikr. Anat. 52.

Kann, S., 1926: Die Histologie der Fischhaut von biologischen Gesichtspunkten betrachtet. Zeitschr. f. wiss. Biol., Abt. B: Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 4.

Kaschkaroff, D., 1913: Über die Epidermis bei Trachypterus taenia. Anat. Anz. 44.

Kestner, O. und Plaut, R., 1924: Physiologie des Stoffwechsels. In: Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie. II, 2. Jena.

Kolmer, W., 1928: Kapillaren im Epithel des Jakobsohnschen Organs und einige andere Beziehungen von Gefäßen zum Epithel. Anat. Anz. 65.

Krogh, A., 1904: On the cutaneous and pulmonary respiration of the frog. Skand. Arch. f. Phys. 15.

Leydig, F., 1898: Vascularisiertes Epithel. Arch. mikr. Anat. 52.

Maurer, F., 1888: Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildung der beiden ersten Arterienbogen bei Teleosteern. Morph. Jahrb. 14.

— 1897: Blutgefäße im Epithel. Morph. Jahrb. 25.

— 1898: Die Vascularisation der Epidermis bei anuren Amphibien zur Zeit der Metamorphose. Morph. Jahrb. 26.

Müller, J., 1840: Über Nebenkiemen und Wundernetze. Arch. f. Anat., Physiol. u. wiss. Med.

Oppel, A., 1905: Lehrbuch der vergleichenden Mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. Bd. 6: Atmungsapparat. Jena.

Pape, C., 1914: Beiträge zur Anatomie von Saccobranchus fossilis. Jen. Zeitschr. f. Nat. 52.

Parsons, C. W., 1929: The conus arteriosus in Fishes. Quart. Journ. micr. Sc. 73.

Patzelt, V., 1928: Vascularisiertes Epithel im Tränennasengang und in der Steno'schen Drüse des Maulwurfs. Anat. Anz. 66.

Plehn, M., 1901: Zum feineren Bau der Fischkiemen. Zool. Anz. 24.

Pütter, A., 1909: Die Ernährung der Wassertiere. Jena.

Rauther, M., 1910: Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische. Ergebn. u. Fortschr. d. Zool. 2.

— 1925: Die Syngnathiden des Golfs von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel. Monogr. 36a.

— 1927: Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 6, 1. Abt., 2. Buch: Echte Fische.

Riess, J. A., 1881: Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Arch. f. Nat.-Gesch. 1.

Ritter, W. E., 1893: On the eyes, the integumentary sense Papillae and the integument of the San Diego blind fish (Typhlogobius californiensis Steindachner). Bull. Mus. Comp. Zool. 24.

Schaffer, J., 1927: Das Epithelgewebe. In: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. 2. Bd., 1. Teil.

Seelye, A. B., 1906: Circulatory and respiratory system of Desmognatus fusca. Proc. Boston Soc. nat. Hist. 32.

Ullrich, H. und Ruhland, W., 1928: Mikrorespiratorische Untersuchungen an höheren Pflanzen. Planta. 5.

Vialli, M., 1926: Le pseudobranchie dei pesci. Arch. ital. anat. 23.

— 1929: Il connetivo della lamella branchiale. Pubbl. Staz. zool. Napoli. 9.

Werner, F., 1906: Ergebnisse der mit Subvention aus der Erbschaft Treitl unternommenen zoologischen Forschungsreise Dr. F. Werners nach dem ägyptischen Sudan und Nord-Uganda. V. Beitr. z. Kenntnis d. Fischfauna des Nils. Sitz.-Ber. d. W. Akad. d. Wiss., math. Kl. 115.

Winterstein, H., 1921: Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. In: Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. I, 2. Jena.

Zander, E., 1906: Das Kiemenfilter der Teleosteer. Zeitschr. f. wiss. Zool. 84.

Erklärung der Abkürzungen auf den Abbildungen 26—37.

In Abb. 26—37 sind folgende Abkürzungen gebraucht:

H. Gefäß von oder zu der Haut;
K. Gefäß von oder zu dem Kiemenhöhlenepithel.
M. Gefäß von oder zu dem Mundhöhlenepithel;
Mus. Gefäß von oder zu der Muskulatur;
N. Gefäß von oder zu dem Nasensack;
A. Atrium;
A.aff.br. I—IV Arteria afferens branchialis I—IV;
A.aff.ps.br. Arteria afferens pseudobranchialis;
A.caud. Arteria caudalis;
A.eff.br. I—IV Arteria efferens branchialis I—IV.
A.enc. Arteria encephalica.
A.hyom. Arteria hyomandibularis;
A.hyp.br. Arteria hypobranchialis;
A.il. Arteria iliaca;
A.ling. Arteria lingualis;
A.mand. Arteria mandibularis;
A.nas. Arteria nasalis;
Ao. Aorta;
A.op. Arteria opercularis;
A.opht.m. Arteria ophthalmica magna;
A.orb. Arteria orbitalis;
A.orb.nas. Arteria orbitonasalis;
A.sub. Arteria subclavia;
A.w. Aortenwurzel;
B. Bulbus arteriosus;
C.c. Carotis communis;
C.e. Carotis externa;
C.i. Carotis interna;
D.C. Ductus Cuvieri;
Ni. Niere;
Oesoph. Oesophagus;
Phar. Pharynx;
s.c.V. subcutane Venennetze;
Se.v. Segmentalvene;
S.v. Sinus venosus;

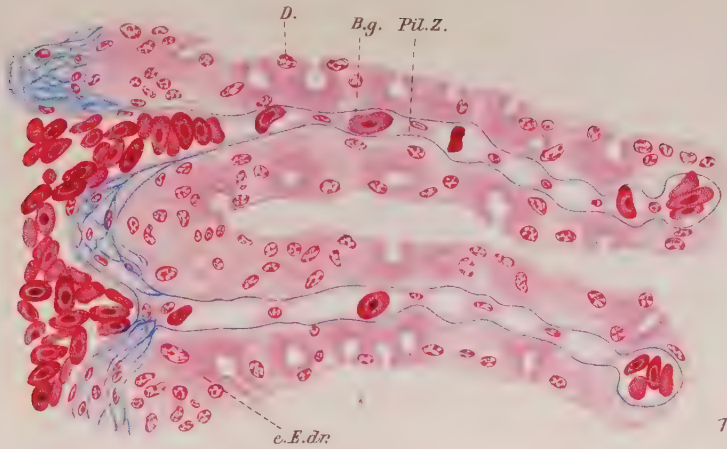
Thyr. Thyreoidea;
Tr. Truncus arteriosus;
V. Ventrikel;
V.card.a. Vena cardinalis anterior;
V.card.p. Vena cardinalis posterior;
V.caud. Vena caudalis;
V.cer.a. Vena cerebralis anterior;
V.cer.p. Vena cerebralis posterior;
V.enc. Vena encephalica;
V.hep. Vena hepatica;
V.il. Vena iliaca;
V.jug.ext. Vena jugularis externa;
V.jug.inf. Vena jugularis inferior;
V.neur. Vena neuralis;
V.nas. Vena nasalis;
V.op. Vena opercularis;
V.orb. Vena orbitalis;
V.sub. Vena subclavia.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel 1.

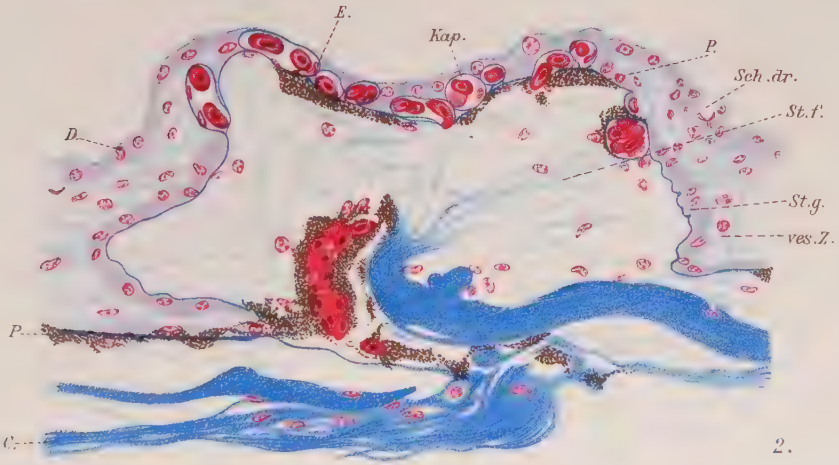
Abb. 1. Teil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt von *Periophthalmus chrysospilos*. Susa, Azan. Leitz Imm. $^1/_{12}$, Oc. 2, Tblg. 158, auf $^4/_5$ verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, *D.* Deckzelle, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse, *Pil.z.* Pilasterzelle.

Abb. 2. Querschnitt durch die Haut der Kopfoberseite von *Boleophthalmus boddaerti*. Susa, Azan. Leitz Imm. $^1/_{12}$, Oc. 1, Tblg. 152, auf $^4/_5$ verkleinert. *C.* Corium, *D.* Deckschichten, *E.* Endothel, *Kap.* Kapillare, *P.* Pigment, *Sch.dr.* Schleimdrüse, *St.f.* Stützfasern, *St.g.* Stratum germinativum, *ves.Z.* vesiculöse Zelle.

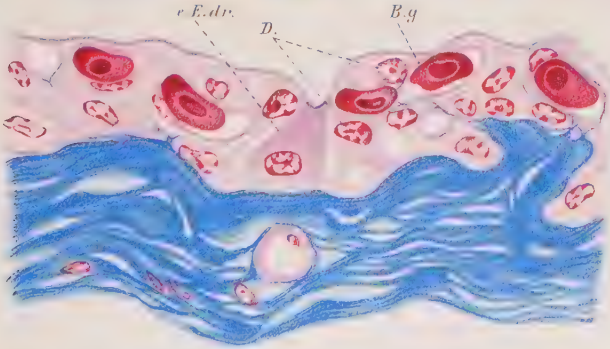
Abb. 3. Querschnitt durch das Mundhöhlenepithel von *Periophthalmus chrysospilos*. Susa, Azan. Leitz Imm. $^1/_{12}$, Oc. 4, Tblg. 165, auf $^3/_4$ verkleinert. *B.g.* Bindegewebe, *D.* Deckschicht, *e.E.dr.* eingesenkte Eiweißdrüse.



1.



2.



3.

Schöttle

Akademische Verlagsgesellschaft m.b.H. in Leipzig

Lebenslauf.

Am 2. Februar 1907 wurde ich, Elfriede Schöttle, geboren in Knittlingen O.-A. Maulbronn als Tochter des Stadtpfarrers Albert Schöttle und seiner Ehefrau Johanna, geb. Kauzmann. Ich besuchte die Volksschule in Knittlingen und Mühlacker, die Realschule in Mühlacker und die Oberrealschule in Pforzheim, wo ich im Frühjahr 1925 die Reifeprüfung ablegte. Hierauf wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften zu. Von Ostern 1925 bis Ostern 1926 studierte ich in Tübingen, dann zwei Semester in München und ein Semester in Göttingen, und seit Herbst 1927 bin ich wieder an der Universität Tübingen immatrikuliert. Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren: Harms, v. Frisch, Kühn, Stolte, Lehmann, Hennig, Meisenheimer, Uhlig, v. Drygalski, v. Goebel, Stille.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig